



TITLE:

生物集団の安定化機構(Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

川崎, 廣吉

CITATION:

川崎, 廣吉. 生物集団の安定化機構. 京都大学, 1979, 理学博士

ISSUE DATE:

1979-01-23

URL:

<https://doi.org/10.14989/doctor.k2137>

RIGHT:

學位申請論文

川崎廣吉

理
294 函
1-8

生物集団の安定化機構

川崎 宏吉

生物集団の安定化機構

川崎 広吉

目 次

§ 1 はじめに

§ 2 環境条件の周期的変動 1

2.1 モデルと平均個体密度 9

2.2 二種共存の条件 12

2.3 多種の種間競争 18

§ 3 捕食過程の switching 効果 22

3.1 モデルと共存平衡点 25

3.2 三種共存の可能性 28

§ 4 個体群圧と環境ポテンシャル 32

4.1 空間的すみわけの可能性 34

4.2 空間的すみわけによる共存 41

§ 5	環境条件の空間的非一様性	45
5.1	モデルと定常分布	47
5.2	定常分布の安定性	52
5.3	非一様な空間の重要性	58
5.4	preyの拡散	61
§ 6	おわりに	65
	参考文献	66
	付録	69
A.	1種の場合の厳密解	69
B.	$\mu_{ij} \equiv \mu$ の場合の厳密解	70
C.	補題 5.1, 5.2 の証明	72
D.	補題 5.3 の証明	76

§ 1 はじめに

生態系の数理的取り扱いの一つに力学的方法による取り扱いがある。それは、各々の種の個体数の変動を力学系の方程式、主に微分方程式によって定式化するもので、Lotka (1925), Volterra (1926, 1931) に始まるといえよう。それ以後、数理モデルによる生態系の研究が数多くなされている。

Lotka - Volterra の方程式は種 i の個体数を N_i とし、

$$\frac{dN_i}{dt} = (r_i + \sum_j a_{ij} N_j) N_i \quad (1.1)$$

で表わされる。ただし、種内や種間の相互作用の係数 a_{ij} や増殖率 r_i は定数である。この方程式に対して、定常点の安定性や周期解の存在等が議論され調べられてきた。しかしながら、上の方程式で表わされる生態系のモデルは、フォールドの生態学者から、お利にも簡単に現実的でないと見られてきた。実際、相互作用の係数 a_{ij} などが、定数であることはなく、一般に種の個体数や環境条件などの関数であろう。さらに言うならば、一つの種の状態が、その個体数のみで表現しうるものではなく、年齢構成や個体差なども考えられるべきであろう。

それでも、方程式 (1.1) を生態系のモデルとして、研究することは重要である。例えば、方程式 (1.1) による prey-predator の系のモデルでは、

その個体数の変動が周期的になる。これは、食う食われるの種間関係に内在する個体数の周期的変動の存在を指摘している。それはまた、現実の生態系における個体数の変動をすべて明らかにするものではないが、第一次近似として十分な意味をもっていると思われる。

生態系の数理解的研究がこのような第一次近似からさらに発展することならば、その方向の一つは、方程式(1.1)を改良し、より現実的なものにしていくことであろう。しかしながら、現実の生態系の複雑さからみて、そのような方程式はもはや解析的に取り扱うことができない程、込み入ったものとなり、しかも、より現実的にと考えれば、考慮しなければならない、実験や観察のデータも莫大なものとなり、収集のつかないものとなる。この問題に対して、将来新しい数学的手法が開発される可能性もあろうが、現実点では、計算機によるシミュレーションが最も有効な手段である。それによって個体群の変動の予測がある程度可能となり、漁業や農業などの応用面においても役立ち得るものとなっている。

しかしながら、今少し第一次近似の立場に留まり、モデルの研究を行なう道も残されている。それは、より基礎的な研究といえようが、複雑な生態系を抽象化し、概念化したレベルで取り扱い、種間や種内のいろいろな相互作用の持つ意味や、環境条件が生態系の挙動に与える影響等と考察しようとするものである。特に生態系の安定性に関連した議論が重要なものと見られている。

生態系と物質の循環やエネルギーの流れから見れば、それは絶えずダイナミックな動きをとりながら活動していると思われる。この生態系が実際において、安定に維持されていることは、生態系を議論する上で重要なテーマとなる。例えば、生態系とその複雑さに関連させて、Elton (1958) は、現実の生態系の多くの実例から、「より複雑な系がより安定である」と主張している。これに対して、May (1973a) や Tansky (1978) は理論的検討を加え、複雑さがあっても安定になるとはいえないことを示した。

生態系の構造や種間、種内などの相互作用と関連させて、安定性を議論することもできる。例えば、方程式 (1.1) と比較して、系の名パラメータが時間的に変動する場合、種内や種間の相互作用の係数が種々の因子の関数になる場合、あるいは、作用の互応に時間遅れがあったり、種を構成する個体の今構造と考へたりする場合、さらには、空間的構造と考慮に入れる場合など挙げられる。そして、これらが、生態系の安定化に働くのかどうかといった生物集団の安定化機構についての研究となるのである。

以下、各節において、議論される事例を簡単に述べると、

§2 では、種間競争の関係にある二種に対して、環境条件の周期的変動がその生存条件にどのような影響を及ぼすかが調べられている。ここでは生存のための定量的な条件が与えられ、環境条件の周

期的変動が種間競争と緩和をともなう見いだされる。

§3では、捕食過程における switching 効果について議論され、それが系の安定化に働くことが示される。

以上では、空間的な構造は無視されているが、これは、常に一様なものとして見なされているかであったが、以下の節では、空間的構造の重要性を指摘する結果を与えている。

§4では、個体群圧と環境ポテンシャルが導入され、それによって種間競争の関係にある二種が空間的なみわけをなし、共存が可能であることが示される。

§5では、食う食われるの関係にある二種に対して、環境条件の空間的な違いが、生物集団の安定化機構の一つであることが議論される。そこで用いられているモデルに対して、数学的に完全な証明が与えられる。

§ 2 環境条件の周期的変動

種間競争の関係にある二種の動物についての数理モデルの研究は Lotka (1925), Volterra (1926, 1931) に始まり, Gause (1934), Levins (1968), そして MacArthur (1969) と発展してきた。ここで使われているモデルは いわゆる Lotka-Volterra 方程式で

$$\begin{aligned}\dot{u}_1 &= (\varepsilon_1 - \mu_{11} u_1 - \mu_{12} u_2) u_1 \\ \dot{u}_2 &= (\varepsilon_2 - \mu_{21} u_1 - \mu_{22} u_2) u_2\end{aligned}\tag{2.1}$$

で表わされている。ここで $\varepsilon_1, \varepsilon_2$ はそれぞれ種1, 種2の内的増殖率 (intrinsic rate of increase), μ_{11}, μ_{22} は種内競争係数 (intraspecific competition coefficient), μ_{12}, μ_{21} は種間競争係数 (interspecific competition coefficient) と呼ばれている。この方程式は一種の個体群の成長を記述する logistic 方程式

$$\dot{u} = (\varepsilon - \mu u) u$$

を二種の系に拡張したものにたっている。つまり、増殖率が自種のみならず競争する相手種の個体密度にも依存する形になっていて、二種による同一資源の利用が互いの増殖率を小さくしているのである。

方程式 (2.1) において パラメータ ε_i, μ_{ij} はすべて正の定数で特に時間 t に依存していない。このとき次の条件が満たされている

場合のみ二種の共存が可能である。

$$\mu_{12} / \mu_{22} < \varepsilon_1 / \varepsilon_2 < \mu_{11} / \mu_{21} .$$

しかしながら一般に自然界では「同一資源利用の二種は同一生活場所におみえず、共存できない。」といわれている（競争排除の法則）。特に実験系において、そのような例が示されている（Gause (1934)）。これに対して、Hutchinson (1948) は二つの例外を挙げて、厳しい競争が緩和されることを指摘している。

その一つは外的要因が強く働いている場合で、それによつて、競争種たちの個体密度が低く抑えられ、資源を求めての競争が緩和される場合である。例えば外的要因として、競争する二種を共に捕食する捕食者の存在が挙げられる。Teramoto, Kawasaki & Shigesada (1978) は、競争関係にある二種を餌とする predator の存在が、その二種の共存を可能にするという点を理論的に検討している。実験的には、Utida (1953) が種間競争の関係にあるアズキゾウムシ (*Callosobruchus sinensis*) と ヨソモンマゾウムシ (*C. maculatus*) に対して、それに寄生する蜂ゾウムシコガネエバ (*Neocatolaccus mamezophagus*) の存在が共存を可能にしていることを示している。

もう一つの例外は、環境条件の変動によつて、競争の強弱関係が逆転するために競争が緩和される場合である。Kiritani, Hokyo

6 Yukawa (1963) は近縁種である ミナミアカメムシ (*Nezara viridula*) と アオサカメムシ (*N. antennata*) が共存している例を報告している。一年周期で見れば、ミナミアカメムシは夏の増殖率が高く、その個体数の増加は大きい。しかし、冬には死亡率が高く、大きく減少する。逆に、アオサカメムシは、夏の増殖率はあまり高くはないが、冬の死亡が少ない。このような二種について、大域的には、ミナミアカメムシは南の方に単独分布し、アオサカメムシは北の方に単独分布しているが、両者の分布の接触地域では、二種の共存している場合が見いだされている。Kiritani 等は こういった共存状態が競争の逆転によって生じた可能性があると指摘している。つまり、ミナミアカメムシは夏に強く、アオサカメムシは冬に強いという競争の強弱の逆転の結果である。

他に実験系の例として、Merrell (1952) の行なった二種のショウジョウバエ (*Drosophila funebris* と *D. melanogaster*) の研究がある。*D. funebris* は古い餌を好み、*D. melanogaster* は新しい餌を好む。古くなった餌を一定期間ごとに新しく交換して、餌の新鮮度を周期的に変化させると、共存状態が長く続くことになることが示された。

さてここでは、このような環境条件の変動、特に周期的変動が、競争を緩和し、共存を可能にすることを理論的に示そう。それはまた、

実存のための定量的な条件を与えることにもなる。

増殖率や捕食・競争の係数などのパラメータが、環境条件の変動によって、あるいは、環境条件の変動そのものとして、変化しているとき、これを数学的に取り扱うには、三つの方法がある。それは、変動の、時間スケールや、変動の規則性、あるいはランダム性によって、分けられる。

一つは変動がゆるやかで、その時間スケールが、増殖過程のそれと比べて長く、常に増殖過程が環境によって定まる増殖死滅の平衡点の近くにある場合である。数学的取り扱いとしては、生態系を記述する方程式の平衡点をパラメータの関数とみなし、パラメータ空間での運動と論じる方法である。つまり、Zeeman によって用いられた *Slow manifold* の概念を使う方法である (Zeeman (1972), Yamamura (1976))。

もう一つは、変動の時間スケールが増殖過程のそれと同じか速い場合で、しかもその変動が規則的でなく、ランダムな場合である。数学的取り扱いは、確率微分方程式による方法が適当であろう (Leigh (1968), May & MacArthur (1972), May (1973a))。

さらに今一つは、変動の時間スケールが増殖過程のそれと同じ程度で、しかも規則的に変動する場合である。この場合は、パラメータを時間の関数として与え非自律系の微分方程式の取り扱いとなる。この節の以下では、この最後の場合にあたり増殖率を時間 t の周期関数として、与え、数学的解析を行なう。解析を容易とするために、内約増殖率

ε_i のみが時間 t の函数とし、競争の係数 μ_{ij} は定数としておく。

2.1 モデルと平均個体密度

周期的に変動する環境条件下で二種が互いに同じ資源を求めあて競争しているとき、それを Lotka-Volterra type の方程式で表わせば、

$$\dot{u}_1 = (\varepsilon_1(t) - \mu_{11} u_1 - \mu_{12} u_2) u_1 \quad (2.2a)$$

$$\dot{u}_2 = (\varepsilon_2(t) - \mu_{21} u_1 - \mu_{22} u_2) u_2 \quad (2.2b)$$

となる。ここで $\varepsilon_1(t)$, $\varepsilon_2(t)$ は周期 T の周期函数である。すなわち、

$\varepsilon_i(t+T) = \varepsilon_i(t)$ である。内的増殖率 $\varepsilon_i(t)$ は、時間 t における出産率から死亡率を引いたものに等しいから、その値は正にも負にもなり得る。

方程式 (2.2) の解析を始めるにあたって、まず次のことに注意しておく必要がある。すなわち、初期値 u_1^0, u_2^0 が共に正のとき、方程式 (2.2) の解 $u_1(t), u_2(t)$ も任意の時間 t において、正である。これは、微分方程式における解の一貫性を使えば次のように容易に証明される。

解の軌道 $(u_1(t), u_2(t))$ を (u_1, u_2) 平面で考察して、もしこの軌道が時間 t_0 で u_1 軸上の $(u_1^*, 0)$ を通るとしよう。そのとき、常に u_1 軸上において、時間 t_0 に $(u_1^*, 0)$ を通る他の解が存在し、その解

の軌道は先の解の軌道と $(u_1, 0)$ で交わる。これは、交点において、解の一貫性が破れ、解が一意的であることに矛盾する。 u_2 軸上の点を通るとしても同様に矛盾が生じる。したがって、解は u_1 軸とも、 u_2 軸とも交わらず、任意の時間 t において $u_1(t) > 0$, $u_2(t) > 0$ が成立する。

方程式 (2.2) の厳密解は、初期値 u_1^0, u_2^0 が $u_1^0 = 0$ または $u_2^0 = 0$ の場合、つまり、解が u_1 軸上または u_2 軸上にあるときで、本質的には一種のみからなる系である場合か、 μ_{ij} が特別な関係 $\mu_{ij} = \mu$ の場合に得られている。それは Shinozaki & Kira (1956) が求めた一般 logistic 方程式の解を使って解かれ、付録 A または B にそれぞれ与えられている。しかしながら、これらはあまりにも特殊な場合で一般の場合には役に立たない。そこで一般的な初期条件や μ_{ij} の値に対して方程式 (2.2) の解の性質を調べるために以下のような方法を用いる。それによって、解のおおよその性質、特に、種の生存や滅亡についての条件が明らかになる。

先に述べたように $u_1(t), u_2(t)$ は正であるから、方程式 (2.2a) の両辺を $T u_1$ で (2.2b) の両辺を $T u_2$ で割り、それぞれ t から $t+T$ まで積分する。そうすれば

$$\frac{1}{T} \{ \ln u_1(t+T) - \ln u_1(t) \} = E_1 - \mu_{11} X_1 - \mu_{12} X_2 \quad (2.3a)$$

$$\frac{1}{T} \{ \ln u_2(t+T) - \ln u_2(t) \} = E_2 - \mu_{21} X_1 - \mu_{22} X_2 \quad (2.3b)$$

が得られる。ここで X_i , E_i は

$$X_i(t) = \frac{1}{T} \int_t^{t+T} u_i(\tau) d\tau$$

$$E_i = \frac{1}{T} \int_t^{t+T} \varepsilon_i(\tau) d\tau$$

で定義され、 $X_i(t)$ を “平均個体密度”， E_i を “平均内的増殖率” と呼ぶ。 E_i の値は $\varepsilon_i(t)$ が周期 T の周期函数であることより定数となる。

$X_1(t)$, $X_2(t)$ の定義から

$$\dot{X}_1 = \{ u_1(t+T) - u_1(t) \} / T \quad (2.4a)$$

$$\dot{X}_2 = \{ u_2(t+T) - u_2(t) \} / T \quad (2.4b)$$

の関係がある。 $y = \ln x$ の函数は単調増加函数で $(\ln u - \ln u')$ と $(u - u')$ の値の符号は同一物となる。それゆゑ (2.3) と (2.4) より平均個体密度 X_1 , X_2 の変化の方向を表わす関係式が得られる。すなわち、

$$\dot{X}_1 \triangleq E_1 - \mu_{11} X_1 - \mu_{12} X_2 \quad (2.5a)$$

$$\dot{X}_2 \triangleq E_2 - \mu_{21} X_1 - \mu_{22} X_2 \quad (2.5b)$$

ここで記号“ \triangleq ”は両辺が同符号であることを表わしている。自明な結果を避けるために E_1, E_2 はともに正であると仮定する (E_i が負のとき種 i は減っていく)。方程式 (2.2) を考察するかわりに、方程式 (2.5) の性質を調べて、個体密度 u_1, u_2 や平均個体密度 X_1, X_2 がどのようになるかを考えてみよう。

2.2 二種共存の条件

方程式 (2.5) の性質は方程式 (2.1) を考察するときによく使われる方法、すなわち、 (u_1, u_2) 平面上のベクトル場を用いる方法と同じ方法で調べることができる。 (X_1, X_2) 平面は二つの直線 l_1 と l_2

$$l_1 : E_1 - \mu_{11} X_1 - \mu_{12} X_2 = 0$$

$$l_2 : E_2 - \mu_{21} X_1 - \mu_{22} X_2 = 0$$

とで分割され、分割された各領域では X_1, X_2 の変化のベクトルはほぼ一定方向を向いている。 $u_1(t), u_2(t)$ は正であるから、定義により、 $X_1(t), X_2(t)$ も正である。したがって、考える (X_1, X_2) 平面の領域は

第1象限のみでよい。この領域で、 x_1, x_2 の変化の方向を考えると、種の生存や滅亡について四つの場合が起り得ることかわかる。それらは、以下のようにパラメーター $E_1, E_2, \mu_{11}, \mu_{12}, \mu_{21}, \mu_{22}$ の値に依存して決まる。

Case (I) $E_1 / \mu_{11} < E_2 / \mu_{21}$ かつ
 $E_1 / \mu_{12} < E_2 / \mu_{22}$

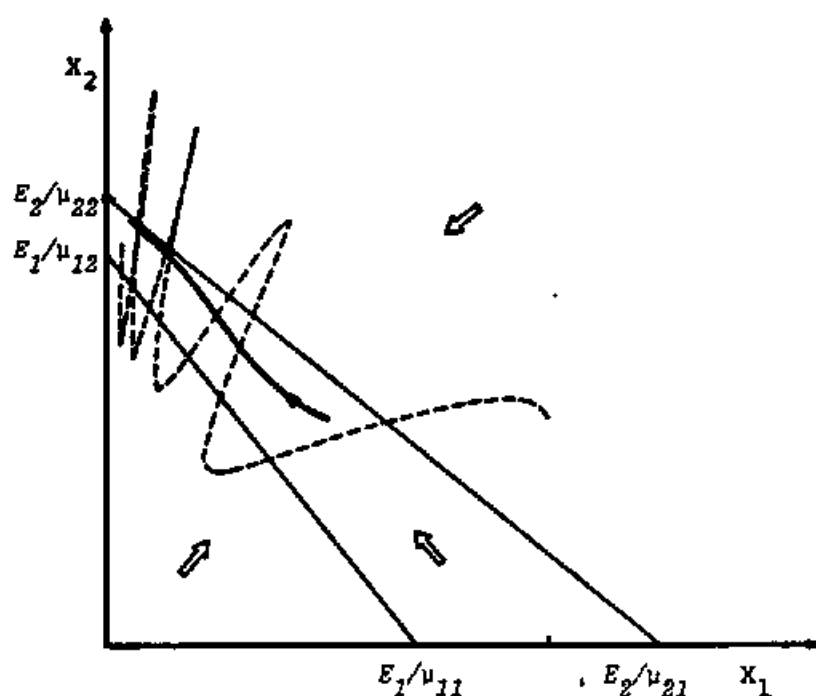


図 2.1 — : (x_1, x_2) の軌道、 --- : (x_1, μ_2) の軌道。

この場合、二つの直線 l_1, l_2 は第1象限では交わらない。図2.1は $x_1(t)$ が減少して、0へ近づくことを示している。したがって方程式(2.2)の

解 $u_1(t)$ も 0 に近づく。一方 $x_2(t)$ は E_2 / μ_{22} に近づき、対応する方程式 (2.2) の解 $u_2(t)$ は付録 A の式 (A.3) で与えられる周期解 $\hat{u}_2(t)$ に近づく。生物学的に言えば、種 1 は滅亡し、種 2 は生き残る。ただし、種 2 の個体密度は環境条件の変動によって、それと同じ周期で変動している。

Case (II) $E_1 / \mu_{11} > E_2 / \mu_{21}$ かつ
 $E_1 / \mu_{12} > E_2 / \mu_{22}$

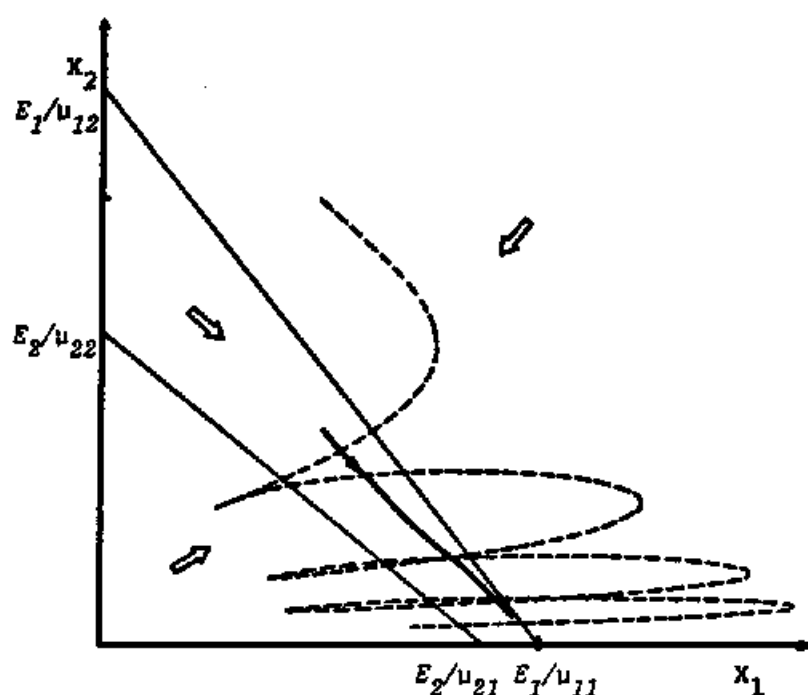


図 2.2 \sim : (x_1, x_2) の軌道、 \cdots : (u_1, u_2) の軌道。

この場合は Case (I) において種1と種2の役割を入れ替えたものになっている。図2.2にその様子が示されている。

Case (III) $E_1 / \mu_{11} > E_2 / \mu_{21}$ か
 $E_1 / \mu_{12} < E_2 / \mu_{22}$

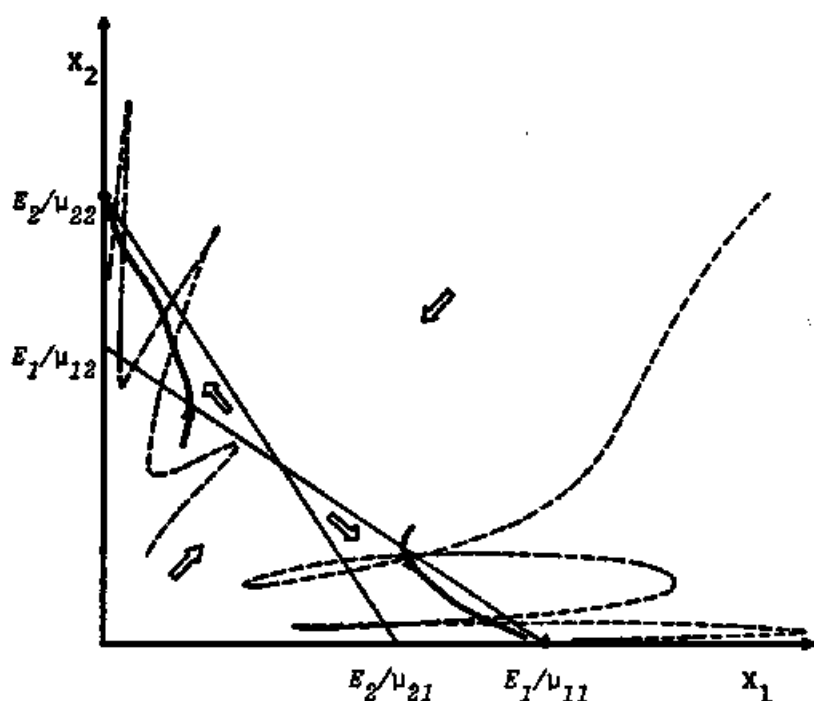


図 2.3 \curvearrowright : (x_1, x_2) の軌道、 \cdots : (u_1, u_2) の軌道。

この場合、直線 l_1, l_2 は第1象限で交わり、図2.3の矢印で示されるように、 $x_1(t)$ 、又は $x_2(t)$ のどちらか一方が0へ近づく。したがって、対応する解 $u_1(t), u_2(t)$ では一方は0に近づき、他の一方は Case

(I)で述べたと同様な周期解に近づく。どちらの種が滅亡するかは初期値 u_1^0, u_2^0 の値に依存している。 l_1, l_2 の二直線の交点は $X_1 = 0, X_2 = 0$ であるので定義により, $u_1(t+T) = u_1(t), u_2(t+T) = u_2(t)$ が成立する。つまり (X_1, X_2) が方程式 (2.5) の平衡点であるなら, 対応する方程式 (2.2) の解 $(u_1(t), u_2(t))$ は周期解となる。また 今の場合, 2直線 l_1, l_2 の交点は不安定な平衡点であるので 対応する周期解 $(u_1(t), u_2(t))$ も不安定である。

$$\text{Case (IV)} \quad E_1 / \mu_{11} < E_2 / \mu_{21} \quad \text{かつ} \\ E_1 / \mu_{12} > E_2 / \mu_{22}$$

このときも二つの直線 l_1, l_2 は第1象限で交わる。図 2.4 で示されるように X_1, X_2 の変化は矢印によって示され, 二直線の交点へ向っている。この交点は安定平衡点で, 対応する方程式 (2.2) の解も安定な周期解となり, 任意の初期値から出発した解はその安定な周期解に近づく。この場合は変動する環境条件の下において, 二種が共存する。共存条件を - まとめにして,

$$\mu_{12} / \mu_{22} < E_1 / E_2 < \mu_{11} / \mu_{21} \quad (2.6)$$

と書き直すことができる。

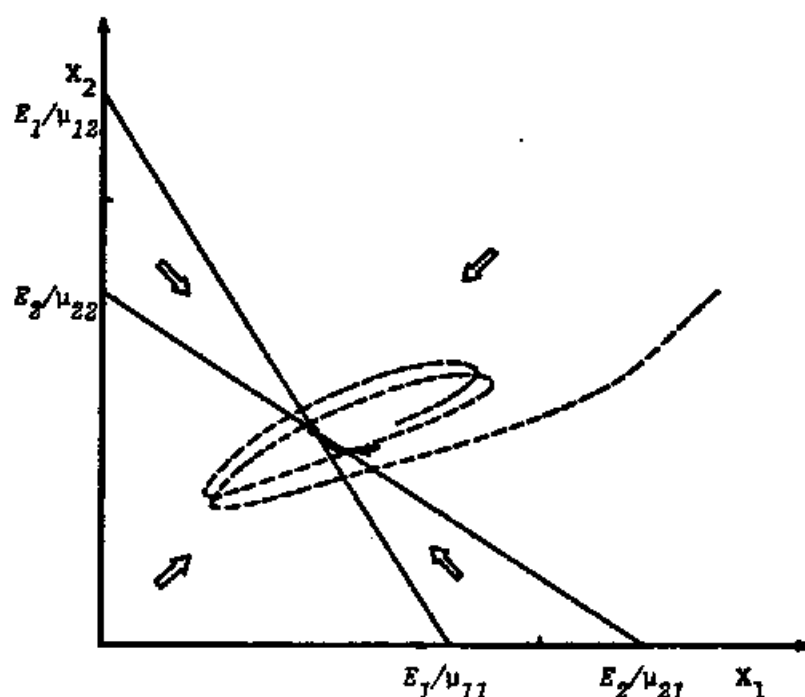


図 2.4 — : (x_1, x_2) の軌道、--- : (u_1, u_2) の軌道。

生存条件は式(2.6)で示されるように、内的増殖率の平均値のみが、その関係を満たさなければならない。各時間において、条件(2.6)を満たす必要が無く、ある時期に種1が種2と競争に勝ていても、他の時期に種2が種1に勝っていて、平均的に強弱が釣り合っていれば、生存は可能である。このことをもう少しわかりやすく見るために、種内競争係数が $\mu_{11} = \mu_{22} = \alpha$ で種間競争係数が $\mu_{12} = \mu_{21} = \beta$ であるような対称的な競争係数の場合を考察しよう。

このとき生存条件(2.6)は、

$$\beta / \alpha < E_1 / E_2 < \alpha / \beta \quad (2.7)$$

となる。共存のためには必ず $\alpha > \beta$ でなければならぬ。すなわち種内競争係数が種間のそれより大きくなければならぬのである。 $\alpha > \beta$ として、二種が共存するためには平均内的増殖率の比 E_1/E_2 が区間 $(\beta/\alpha, \alpha/\beta)$ に含まれることが必要かつ十分である。この区間は 1 を含む。したがって、比 E_1/E_2 が 1 に近ければ二種は共存する。内的増殖率 E_1, E_2 が時間に依存しない定数であるとき、当然ながら、比 E_1/E_2 が区間 $(\beta/\alpha, \alpha/\beta)$ に含まれなければ二種は共存しない。これは E_1/E_2 が各時間 t で区間 $(\beta/\alpha, \alpha/\beta)$ に含まれることである。一方、 $E_1(t), E_2(t)$ が時間に依存して変動している場合条件(2.7)は各時間 t で比 $E_1(t)/E_2(t)$ が区間 $(\beta/\alpha, \alpha/\beta)$ に含まれることを要求していない。ただ $E_1(t), E_2(t)$ の平均値の比 E_1/E_2 のみがその区間に含まれればよいのである。共存のための条件が緩和されていくといえよう。また $E_1 \simeq E_2$ ($E_1/E_2 \simeq 1$) となる条件は種間競争の強弱が時間によって逆転しているような場合には成立し易い。このように Hutchinson が挙げた競争緩和の 2 の例外は理論的にも支持されるのである。

2.3 多種の種間競争

前節では、二種についての種間競争の解析を行ってきたが、それより多種の場合に拡張することができる。環境条件が変動しない競争種の系

については既に MacArthur (1969) や May (1973b) が研究している。
ここで得る結果はそれと互に互に一致したものである。

n 種の種間競争を表わす Lotka-Volterra 方程式は

$$\dot{u}_i = \left(\varepsilon_i(t) - \sum_{j=1}^n \mu_{ij} u_j \right) u_i \quad (2.8)$$

$i = 1, 2, \dots, n$

である。ここで内的増殖率 $\varepsilon_i(t)$ は時間 t の周期函数で周期は種 i によらず T とする。また行列 (μ_{ij}) は対称行列と仮定する。2.1 で注意したと同様に常に $u_i(t) > 0$ が成立する。
したがって、方程式 (2.8) は領域

$$R_+^n = \{u = (u_1, \dots, u_n) \mid \text{すべての } i \text{ について } u_i > 0\}$$

の中で考察すれば十分である。

方程式 (2.8) の両辺を $T u_i(t)$ で割り、 t から $t+T$ まで積分すれば

$$\frac{1}{T} \{ \ln u_i(t+T) - \ln u_i(t) \} = \varepsilon_i - \sum_{j=1}^n \mu_{ij} X_j(t) \quad (2.9)$$

の関係を得る。さらに

$$X_i(t) = \frac{1}{T} \int_t^{t+T} u_i(\tau) d\tau.$$

$$E_i = \frac{1}{T} \int_t^{t+T} \varepsilon_i(\tau) d\tau$$

である。

函数 $y = \ln x$ に対して、平均値の定理を使えば $\frac{d}{dx} \ln x = \frac{1}{x}$ より、

$$\begin{aligned} \ln u_i(t+T) - \ln u_i(t) \\ = \{ u_i(t+T) - u_i(t) \} / \theta_i(t) \end{aligned} \quad (2.10)$$

となる。ただし、 $\theta_i(t)$ は $u_i(t)$ と $u_i(t+T)$ の間の値で、 $u_i(t)$, $u_i(t+T)$ がともに正であることから、 $\theta_i(t)$ も正である。

$X_i(t)$ を 時間に関して微分すれば、定義より、

$$\dot{X}_i = \{ u_i(t+T) - u_i(t) \} / T \quad (2.11)$$

となる。式 (2.9), (2.10), (2.11) より、 X_i に対する方程式が得られ、

$$\dot{X}_i = \left(E_i - \sum_{j=1}^n \mu_{ij} X_j \right) \theta_i \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (2.12)$$

方程式 (2.12) の、 R_+^n の中にある平衡点 $X^* = (X_1^*, \dots, X_n^*)$ は しばしば

$$E_i - \sum_{j=1}^n \mu_{ij} X_j^* = 0 \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (2.13)$$

を満す。そこで式(2.13)をみたす解 X^* が R_n^+ の中にあると仮定する。また行列 (μ_{ij}) は正の定符号行列であると仮定する。この仮定の仮定により、 R_n^+ の中にある平衡点 X^* は 1つとなる。これらの仮定は前に述べた Case (IV) の場合に対応し、 n 種すべてによる共存が期待される。

ここで函数

$$H = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n (X_i - X_i^*) \mu_{ij} (X_j - X_j^*) \geq 0$$

を導入する。行列 (μ_{ij}) は正の定符号行列と仮定したことにより、 R_n^+ の中では函数 H は常に正または 0 であり、0 となるのは X^* のときのみである。方程式(2.12)を使って函数 H の時間微分を計算すると、

$$\dot{H} = - \sum_{i=1}^n \left(E_i - \sum_{j=1}^n \mu_{ij} X_j \right)^2 \theta_i \leq 0$$

が得られる。ここでも平衡点 X^* においてのみ $\dot{H} = 0$ となる。したがって、この函数 H は Lyapunov 函数となり、 $t \rightarrow \infty$ のとき、すべての解は X^* に近づく。 $X(t) = X^*$ のとき、対応する方程式(2.8)の解 $u_i(t)$ は、 X_i の定義により周期 T の周期解になる。また X^* の大域的安定性から対応する周期解 $\tilde{u}_i(t)$ も大域的に安定となり、任意の初期値から出発した方程式(2.8)の解はすべて、この周期解に近づく。

§3. 捕食過程の switching 効果

前節で競争関係にある二種について取り扱ったが、この節ではもう一つの重要な種間相互作用である食う食われるの関係について考察を行なう。食う食われるの関係にある二種についての数理モデルは、いわゆる Lotka-Volterra type (L-V type) の方程式で表わす。

$$\begin{aligned}\dot{u} &= (\varepsilon_1 - k v) u \\ \dot{v} &= (-\varepsilon_2 + k u) v\end{aligned}\tag{3.1}$$

となる。ここで u, v はそれぞれ prey, predator の個体密度である。また、 ε_1 は prey の増殖率、 ε_2 は predator の死亡率、 k は predator の捕食率を表わす。L-V 方程式ではパラメータ $\varepsilon_1, \varepsilon_2, k$ は定数で、このとき解は、周期的に振動する解となり、その周期や振幅は初期値によって異なっている。それは次式で定義される函数 $H(u, v)$ が保存量 ($\dot{H}=0$) になっていることよりわかる。

$$H(u, v) = u - u^* - u^* \ln \frac{u}{u^*} + v - v^* - v^* \ln \frac{v}{v^*}$$

ただし、 $u^* = \varepsilon_2 / k, v^* = \varepsilon_1 / k$

すなわち、 H の時間微分は、 $\dot{H}=0$ となり、函数 H の値は、解の軌道上で一定である。函数 $H(u, v)$ の形を調べることにより、図3.1のように解は周期的振動解となる。

方程式(3.1)において、パラメータ ε_1 , ε_2 , k の値を定数としたのでは簡単に過ぎるということでは、多くの方が、種々の函数形を提案してゐる(Royama, (1971), Tansky (1976))。

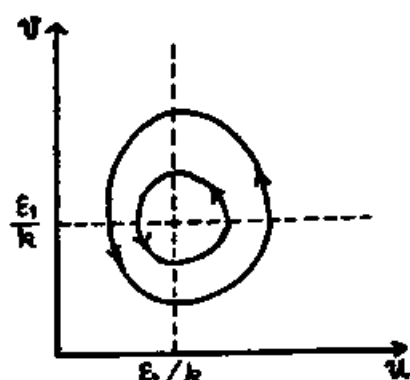


図 3.1 軌道は閉曲、線上の固定点

特にここで注目したいのは捕食率 k の函数形である。L-V方程式では定数とされてゐるが、一般には prey や predator の個体密度の函数と考えた方がよいであろう。ここで、簡単ではあるが、捕食率 k が prey の個体密度 u のみの函数であるとする。函数形を決めるとき、考えておかなければならない事柄に、飽和効果と switching 効果の二つがある。prey の個体密度が高くなると、捕食し易くなったとしても、一

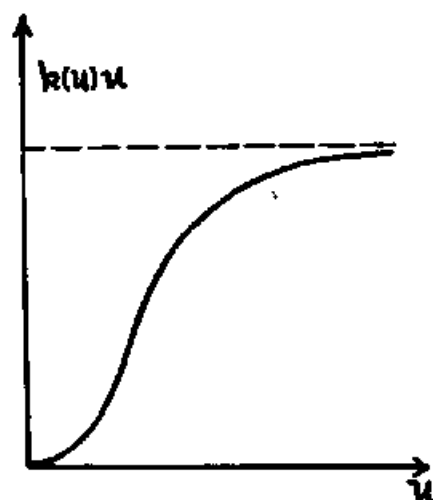


図 3.2 捕食率の函数形

匹の predator が単位時間あたり捕食する prey の数には限度があろう。そのため、predator - 匹あたりの捕食率を表わす函数 $k(u)u$ が図 3.2 のように、 u の値の大きいところで飽和型になる。これが飽和効果と呼ばれるものである。(Tansky (1976))。函数 $k(u)$ について見れば u の値の大きいところで減少

函数である。

一方 switching 効果の方は prey の個体密度が低いときの効果で、prey の個体密度があまりにも低くなると predator がその種よりも数が多い他の種の方を攻撃するようになる。その種に対する捕食率が下がる効果である。あるいは、prey の個体密度が低くなると prey にとっての隠れ家が相対的に多くなり、predator の攻撃から逃れ易くたて、捕食率が下がる効果でもある。どちらにしても捕食率 $k(u)$ の値が prey の個体密度 u の低い所でより小さくなることである。函数 $k(u)u$ で見れば図3.1のように座標の原点付近で下に凸の形になることである。

多くの場合、食餌効果は prey-predator の系を不安定にし、switching 効果はそれを安定にする。ここで取り上げたい問題は、後者の switching 効果の安定化作用についてである。先に述べたように switching 効果は捕食種の切り換えと隠れ家の存在との主に二つの原因で生じるものであり、それぞれについて、多くの人が実験的検証や理論的考察を行っている (Holling (1961), Takahashi (1964), May (1973, 1974), Steele (1974), Murdoch & Caten (1975), Rough garden & Fieldman (1975), Tansky (1976))。ここでは、前者の捕食種の切り換えによる switching 効果について、その安定化作用とモデルの比較という方法によって理論的考察とさせてみよう。

3.1 モデルと共存平衡点

prey 二種と predator 一種の全部で三種からなる系の L-V 方程式は、二種の prey の個体密度をそれぞれ u_1, u_2 , predator のそれを v とおくと、

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= (\varepsilon_1 - k_1 v) u_1 \\ \dot{u}_2 &= (\varepsilon_2 - k_2 v) u_2 \\ \dot{v} &= (-\varepsilon_3 + k_1 u_1 + k_2 u_2) v \end{aligned} \quad (3.2)$$

で与えられる。ただしパラメータ $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \varepsilon_3$ は正の定数とし、さらに k_1, k_2 も定数としたときには、それは switching 効果のない場合に対応するのであるが、 $\varepsilon_1/k_1, \varepsilon_2/k_2$ の大小関係によって、二種の prey の一方、つまり ε_i/k_i の小さい方が死滅する。その結果、方程式 (3.2) は、prey が一種の方程式 (3.1) と同様になり、解は、振動解に漸近する。三種の共存は $\varepsilon_1/k_1 = \varepsilon_2/k_2$ の成り立つ特別な場合を除いて、不可能である。

このような k_1, k_2 を定数とした switching 効果をえた L-V 方程式では共存は不可能であるといえよう。これに対し、捕食率 k_1, k_2 を u_1, u_2 の函数とし、上で述べたような捕食種の切りかえによる switching の機構を導入すれば、三種の共存は容易になるであろうか。以下に k_1, k_2 の函数形を具体的に与えて、考察してみよう。

switching の機構を持つ捕食率 k_1, k_2 の適当な函数形として.

$$\begin{aligned} k_1(u_1, u_2) &= a k\left(\frac{u_2}{u_1}\right) = \frac{a}{1 + (u_2/u_1)} \\ k_2(u_1, u_2) &= b k\left(\frac{u_1}{u_2}\right) = \frac{b}{1 + (u_1/u_2)} \end{aligned} \quad (3.3)$$

を使用する. この函数は switching の機構として. 餌としていた種の個体密度が他の種のそれより低くなると. 捕食を個体密度の高い方の種に切りかえる効果をもっている. Murdoch & Caten (1975) は. switching を起しているかどうかを判定する規準を考へて. 二種の prey の存在比 u_1/u_2 に対して. それらの捕食される比 $k_1(u_1, u_2)u_1 / k_2(u_1, u_2)u_2$ が直線的関係にあるのではなく. u_1/u_2 に対して $k_1(u_1, u_2)u_1 / k_2(u_1, u_2)u_2$ のグラフが下に凸となるような非線形の曲線で与えられる場合に switching があつた. 式

(3.3) では

$$\frac{k_1(u_1, u_2)u_1}{k_2(u_1, u_2)u_2} = \frac{a}{b} \left(\frac{u_1}{u_2}\right)^2$$

となり. 図 3.3 のように Murdoch 等の判定規準にあてはまる.

方程式 (3.2) と式 (3.3) を使って書き直してみると.

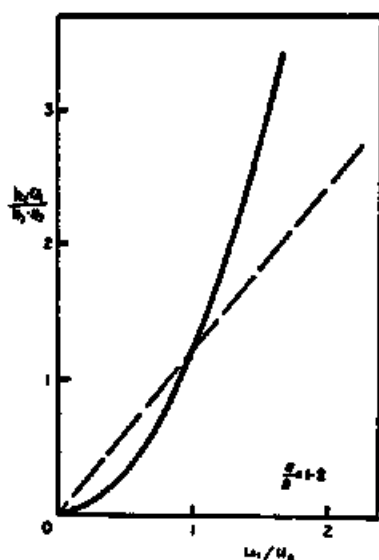


図 3.3 prey の存在比に対する predator の捕食比のグラフ

$$\begin{aligned}
 \dot{u}_1 &= \left(\varepsilon_1 - \frac{a u_1 v}{u_1 + u_2} \right) u_1 \\
 \dot{u}_2 &= \left(\varepsilon_2 - \frac{b u_2 v}{u_1 + u_2} \right) u_2 \\
 \dot{v} &= \left(-\varepsilon_3 + \frac{a u_1^2 + b u_2^2}{u_1 + u_2} \right) v
 \end{aligned} \tag{3.4}$$

となる。パラメータ $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \varepsilon_3, a, b$ はすべて正の定数である。この系において三種共存が可能であるかどうかをみるためには、その平衡点を調べ、安定性を議論しなければならない。

方程式(3.4)の平衡点は、

$$(0, 0, 0), \left(\frac{\varepsilon_3}{a}, 0, \frac{\varepsilon_1}{a} \right), \left(0, \frac{\varepsilon_3}{b}, \frac{\varepsilon_2}{b} \right)$$

と、三種共存の平衡点

$$(x_0, y_0, z_0) =$$

$$\left(\frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2 (b \varepsilon_1 + a \varepsilon_2)}{a (b \varepsilon_1^2 + a \varepsilon_2^2)}, \frac{\varepsilon_2 \varepsilon_3 (b \varepsilon_1 + a \varepsilon_2)}{b (b \varepsilon_1^2 + a \varepsilon_2^2)}, \frac{b \varepsilon_1 + a \varepsilon_2}{ab} \right)$$

がある。容易にわかるように、はじめの三つの平衡点は、その近傍で不安定となる。

3.2 三種共存の可能性.

三種共存の平衡点 (x_0, y_0, z_0) の安定性を調べるためには、この点で方程式 (3.4) を線形化近似し、その線形方程式の固有値の性質を調べればよい。固有値がすべて、負の実部を持っていれば、この三種共存点は安定となる。

平衡点 (x_0, y_0, z_0) において、固有値を定める固有方程式は、

$$\begin{vmatrix} -a \frac{x_0 y_0 z_0}{(x_0 + y_0)^2} - \lambda & a \frac{x_0^2 z_0}{(x_0 + y_0)^2} & -a \frac{x_0^2}{x_0 + y_0} \\ b \frac{y_0^2 z_0}{(x_0 + y_0)^2} & -b \frac{x_0 y_0 z_0}{(x_0 + y_0)^2} - \lambda & -b \frac{y_0^2}{x_0 + y_0} \\ \frac{a x_0 (x_0 + 2 y_0) - b y_0^2}{(x_0 + y_0)^2} z_0 & \frac{b y_0 (2 x_0 + y_0) - a x_0^2}{(x_0 + y_0)^2} z_0 & -\lambda \end{vmatrix} = 0 \quad (3.5)$$

で与えられる。この方程式の根がすべて負の実部を持つことを見るために、Routh-Hurwitz の定理 (Gantmacher (1959)) を適用する。この定理は根の実部がすべて負となるための必要十分条件を与えてくれる。すなわち、式 (3.5) の多項式

$$\lambda^3 + a_1 \lambda^2 + a_2 \lambda + a_3 = 0$$

において、その係数が

$$a_1 > 0, \quad a_1 a_2 - a_3 > 0, \quad a_3 > 0 \quad (3.6)$$

の関係をみたると、根の実部はすべて負となる。逆に根の実部がすべて負であるなら、多項式の係数の間に (3.6) の関係が成立する。

係数の値を計算すると

$$a_1 = \frac{(a+b)x_0 y_0 z_0}{(x_0 + y_0)^2} > 0$$

$$a_2 = \frac{z_0}{(x_0 + y_0)^3} (a^2 x_0^4 + 2a^2 x_0^3 y_0 - 2abx_0^2 y_0^2 + 2b^2 x_0 y_0^3 + b^2 y_0^4)$$

$$a_3 = \frac{abx_0 y_0 z_0^2}{(x_0 + y_0)^3} (ax_0^2 + by_0^2) > 0$$

となり、 a_1, a_3 は条件をみたしてゐる。 $a_1 a_2 - a_3$ の符号については、部分的に $X_0 = ax_0, Y_0 = by_0$ と置きかえることにより、

$$a_1 a_2 - a_3 = \frac{x_0 y_0 z_0^2}{(x_0 + y_0)^5} (X_0 - Y_0)^2 \{ X_0 x_0 + 2(X_0 y_0 + Y_0 x_0) + Y_0 y_0 \} \geq 0$$

を得る。したがって、 $X_0 = Y_0$ ならば、 $\varepsilon_1 = \varepsilon_2$ の場合を除いて、 $a_1 a_2 - a_3$ は正となり、三種共存の平衡点は安定となる。

$\varepsilon_1 = \varepsilon_2 = \varepsilon$ の特別の場合には、三種共存点 (x_0, y_0, z_0) は、線形近似の意味で安定でない。しかしながら、次の函数 $H(u_1, u_2, v)$ の性質を調べることにより、三種共存の可能性が示される。

$$H(u_1, u_2, v) = u_1 - x_0 - x_0 \ln \frac{u_1}{x_0} + u_2 - y_0 - y_0 \ln \frac{u_2}{y_0} \\ + v - z_0 - z_0 \ln \frac{v}{z_0} \quad (3.7)$$

この函数の軌道に沿っての時間微分を考えると方程式(3.4)より,

$$\dot{H} = - \frac{\varepsilon(X-Y)^2}{bX+aY} \leq 0 \quad (3.8)$$

となる。ただし、 $X = au_1$, $Y = bu_2$ である。式(3.8)は $X=Y$ となつて函数 H の値が減少していくことを示している。すなわち、 $X=Y$ の面上に方程式(3.4)の軌道が漸近し、その面上では、 $\dot{H} = 0$ であることより、L- V 方程式(3.1)と同じ周期解になる。このことは、次のようにして調べられる。

$r = Y/X = bu_2/au_1$ とする。方程式(3.4)を便して

$$\dot{r} = \frac{1}{X^2} (X\dot{Y} - Y\dot{X}) = \frac{a b v r}{b + ar} (1 - r)$$

を得る。したがって、 $t \rightarrow \infty$ のとき、 r は 1 に近づく。言い換えれば $X=Y$ となる。 $X=Y$ の面上の軌道は、 $w = \sqrt{2}X$ と v を用いた 2次元座標の上で方程式

$$\dot{w} = \left(\varepsilon - \frac{ab}{a+b} v \right) w$$

$$\dot{v} = \left(-\varepsilon_3 + \frac{1}{\sqrt{2}} w \right) v$$

に従って運動する。これは、 $L-V$ 方程式(3.1)と同じであり、初期値によって異なる。周期と振幅をもつ周期解となる。

以上で見られたように、 k_1, k_2 が定数の $L-V$ 系(3.2)では、三種の共存が許されなかったが、捕食過程に switching 効果を導入することによって、三種の共存が可能となったのである。図 3.4, 3.5 にその軌道の様子を挙げておく。

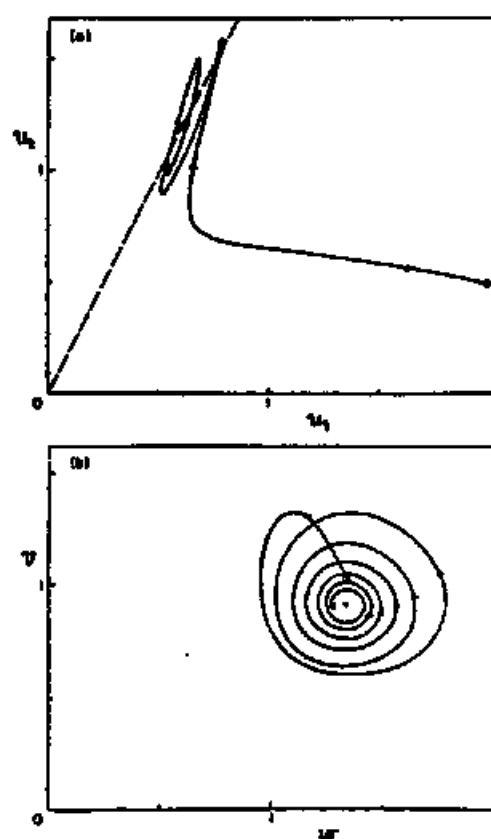


図 3.4 $E_1 \neq E_2$ の場合の軌道

- (a) u_1, u_2 平面への射影
(b) $\alpha u_1 = \beta u_2$ 平面への射影

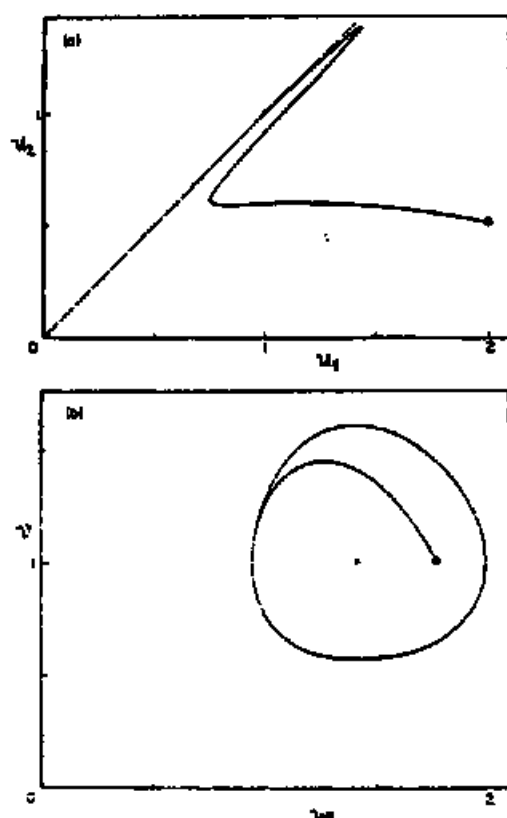


図 3.5 $E_1 = E_2$ の場合の軌道

- (a) u_1, u_2 平面への射影
(b) $\alpha u_1 = \beta u_2$ 平面への射影

§4 個体群圧と環境ポテンシャル

§2, §3 で取り扱われてきた数理モデルでは、空間は一様であった。言い換えれば、空間構造は無視されていた。しかしながら、自然の環境下では、生物たちは様々な空間分布のパターンを示している。それは環境条件の反映とも、生物学的な効果の結果とも見られる。例えば、環境条件の空間的不均一性、生物の個体間の吸引的あるいは反発的相互作用、さらには、卵などが一ヶ所に集まって産みつけられることなどが、不均一な空間分布の形成の要因になっている。

生態系における空間分布の様式については確率的統計的な取り扱いがある。例えば、生物の分布がランダムなものであるか、規則的(regular)なものであるか、あるいは集团的(contagious)なものであるかといったことを表現するための指標(index)と云うものがある(Pielou (1969))。これに対し、生物の増殖過程と考慮に入れた、個体密度の力学系による空間パターンの形成過程を研究することも重要であり、ある程度行われてきた(Segel & Jackson (1972), Montroll & West (1973), Comins & Blatt (1974), Levin (1974), Gurney & Nisbet (1975, 1976))。ここでは特に次のような問題に興味がある。すなわち、動物の拡散的移動によって形成される空間分布のパターンが、個体群の密度の制御にどのような役割りを担うか、と云う問題である。

Gurney & Nisbet は適当な非線形個体群圧にお分散を導入す

ることにより、広い条件のもとで、一様からなる系が安定化されることを示した。
 ここでは、近縁にある二種が互いの個体群圧により分散し、それにより、
 個体群の空間的すみわけが可能となり、厳しい種間競争が緩和されること
 を調べてみよう。

個体群圧及び環境ポテンシャルの定式化については 豊定・寺本 (1978) の研究があり、それを用いる。一様からなる系において、場所 x 、時間 t における個体密度を $u(x, t)$ とするとき、その変化を記述する方程式は

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\operatorname{div} J \quad (4.1)$$

で与えられる。ただし J は、

$$J = -\operatorname{grad}_x \{ (d + \beta u(x, t)) u(x, t) \} \\ - \operatorname{grad}_x U(x) \cdot u(x, t) \quad (4.2)$$

である。 J は動物が単位時間あたり、単位面積を通して移動量を表す。
 式(4.2)の第1項は個体群圧による拡散を表し、 $d + \beta u$ は拡散係数で、個体密度が高くなると、分散が強まる。第2項は函数 $U(x)$ の値の小さい所がその種にとって好適な場所であり、そこへ向って移動してくることを表わしている。 $U(x)$ は生物による環境条件の評価度で、環境ポテンシャルと呼ばれている(上の式は 森下 (1952, 1971) の環境密度理論にもとづいて定式化されたものである)。以下では簡単のために、空間の

次元を一次元として取り扱う。

4.1 空間的すみわけの可能性

環境条件に対して同じ嗜好性をもつ二種の動物が互として、それぞれ個体は種内あるいは種間によく個体群圧によって分散するとする。この二種の個体密度をそれぞれ $u_1(x, t)$, $u_2(x, t)$ で表わす。 $u_1(x, t)$, $u_2(x, t)$ の変化は方程式 (4.1) (4.2) を拡張した

$$\begin{aligned} \frac{\partial u_1}{\partial t} &= - \frac{\partial}{\partial x} J_1 \\ J_1 &= - \frac{\partial}{\partial x} \{ (\alpha_1 + \beta_{11} u_1 + \beta_{12} u_2) u_1 \} - r_1 \frac{dU}{dx} u_1 \\ \frac{\partial u_2}{\partial t} &= - \frac{\partial}{\partial x} J_2 \\ J_2 &= - \frac{\partial}{\partial x} \{ (\alpha_2 + \beta_{21} u_1 + \beta_{22} u_2) u_2 \} - r_2 \frac{dU}{dx} u_2 \end{aligned} \quad (4.3)$$

に従うとする。ただし、境界では $J_1 = J_2 = 0$ と仮定する。つまり、動物たちは境界を越えて外へ出て行けないと仮定する。

方程式 (4.3) の定常分布 $u_1^*(x)$, $u_2^*(x)$ は $J_1 = J_2 = 0$ と置くことによって求められる。 $J_1 = J_2 = 0$ を変形整理すれば、 u_1^* , u_2^* に対する次の方程式が得られる。

$$\begin{aligned}\frac{du_1^*}{dx} &= -r_1 \frac{dD}{dx} u_1^* \{ \alpha_2 + \beta_{21} u_1^* + (2\beta_{22} - \frac{r_2}{r_1} \beta_{12}) u_2^* \} / \Delta \\ \frac{du_2^*}{dx} &= -r_2 \frac{dD}{dx} u_2^* \{ \alpha_1 + \beta_{12} u_2^* + (2\beta_{11} - \frac{r_1}{r_2} \beta_{21}) u_1^* \} / \Delta\end{aligned}\quad (4.4)$$

ただし、 Δ は、

$$\begin{aligned}\Delta &= (\alpha_1 + 2\beta_{11} u_1^* + \beta_{12} u_2^*)(\alpha_2 + \beta_{21} u_1^* + 2\beta_{22} u_2^*) \\ &\quad - \beta_{12} \beta_{21} u_1^* u_2^* > 0\end{aligned}$$

である。この方程式は一般に解くことはできない。そこで解の定性的性質を調べて、定常分布 $u_1^*(x)$, $u_2^*(x)$ のおおよその形を見ることにする。

方程式(4.4)の解の定性的性質を調べるために、力学系の研究で用いられる isocline の方法を使う。方程式(4.4)の isocline は、 $\frac{du_1^*}{dx} = 0$, $\frac{du_2^*}{dx} = 0$ で与えられる。

$$u_1^* = 0, \quad u_2^* = 0,$$

$$u_2^* = \frac{\alpha_2}{(r_2/r_1)\beta_{12} - 2\beta_{22}} + \frac{\beta_{21} u_1^*}{(r_2/r_1)\beta_{12} - 2\beta_{22}}, \quad (4.5)$$

$$u_1^* = -\frac{\alpha_1}{\beta_{12}} + \frac{(r_1/r_2)\beta_{21} - 2\beta_{11}}{\beta_{12}} u_2^*, \quad (4.6)$$

とある。式(4.5), (4.6)は、 (u_1^*, u_2^*) 平面において直線を表わし、これらの傾きの方向は、

$$D_1 = (r_2 / r_1) \beta_{12} - 2 \beta_{22}$$

$$D_2 = (r_1 / r_2) \beta_{21} - 2 \beta_{11}$$

の符号で決定される。それぞれの場合の直線を図4.1のようにに示す。

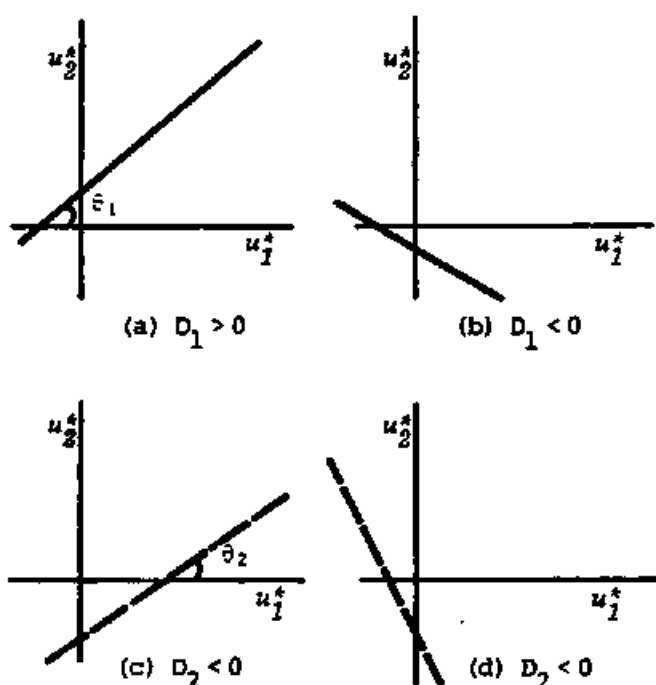


図4.1 (a), (b): 式(4.5)の直線
(c), (d): 式(4.6)の直線

それゆえ D_1, D_2 の符号の組み合わせとして、 $(D_1, D_2) = (+, +), (+, -), (-, +), (-, -)$ の4つの場合を調べる必要がある。 $(+, +)$ の場合は、明らかに、 $\beta_{21}/D_1 > D_2/\beta_{12}$ の関係を持ち、二つの直線、(4.5) (4.6)は決して第象限では交わらない。

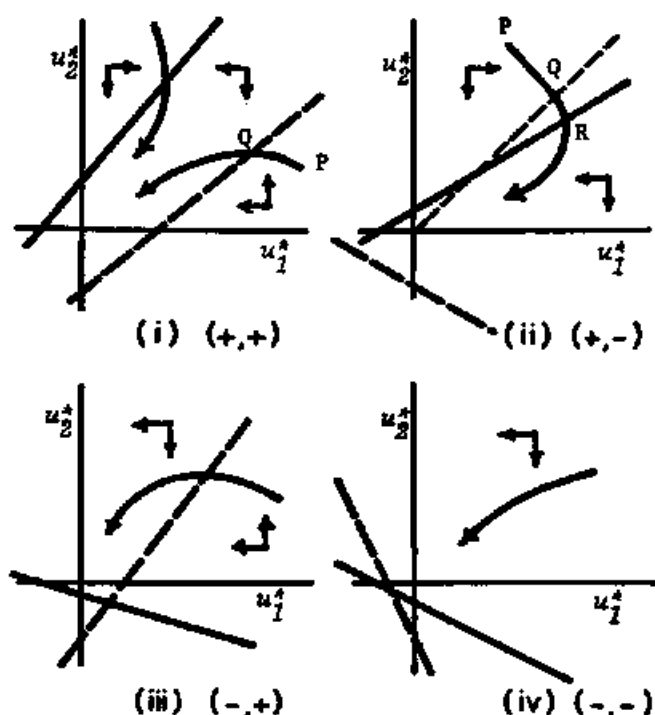


図4.2 定常分布 $u_1^*(x)$, $u_2^*(x)$ の空間的变化

(D_1, D_2) の符号 (i): (+, +), (ii): (+, -)
(iii): (-, +), (iv): (-, -)

個体密度の定常分布 $u_1^*(x)$, $u_2^*(x)$ の空間的变化を上記の4つの場合に
ついて図示すれば図4.2 のようになる。ただし、 $\frac{dU}{dx} > 0$ と仮定されている。
 $\frac{dU}{dx} < 0$ のときはベクトル方向を逆転させればよい。図4.2 からわかるように、
式(4.4)を力学系としてみれば原点が安定点となり、軌道は x が増加
するにつれて原点に近づく。さらに、次の二つの事柄も明らかである。

- (1) 軌道と isocline $\frac{du_1^*}{dx} = 0$ との交点において、 $u_1^*(x)$ は最大値を取り。
同様に isocline $\frac{du_2^*}{dx} = 0$ との交点において、 $u_2^*(x)$ が最大値を取る。
- (2) 軌道と直線 $u_1^* = u_2^*$ との交点では、 x の函数としての $u_1^*(x)$ と $u_2^*(x)$

のグラフが変わっている。

図4.2における(i), (ii), (iv)の場合について, $u_1^*(x)$, $u_2^*(x)$ の x 依存性を典型的なパターンで示せば図4.3おになる((iii)の場合は種1と種2の入れかえにおいて(ii)の場合になる)。 $\frac{dD}{dx} < 0$ の場合, 図4.3のパターンは x 軸の方向を入れかえたものに等しい。ここで特に興味があるのは(ii)の場合である。この場合, 個体密度 $u_1^*(x)$, $u_2^*(x)$ のグラフが互いに交叉し, その交点で傾きが反対になっている。これは二種の分布パターンが空間的にみわけ, あるいは, 場所的分布に依っている可能性を示唆している。 (i) の場合もこの型の分布に与る可能性がある。この型の分布に与るための条件として,

$$0 < \tan \theta_1 = \frac{\beta_{21}}{(r_2/r_1)\beta_{12} - 2\beta_{22}} < 1$$

または,

$$1 < \tan \theta_2 = \frac{(r_1/r_2)\beta_{21} - 2\beta_{11}}{\beta_{12}}$$

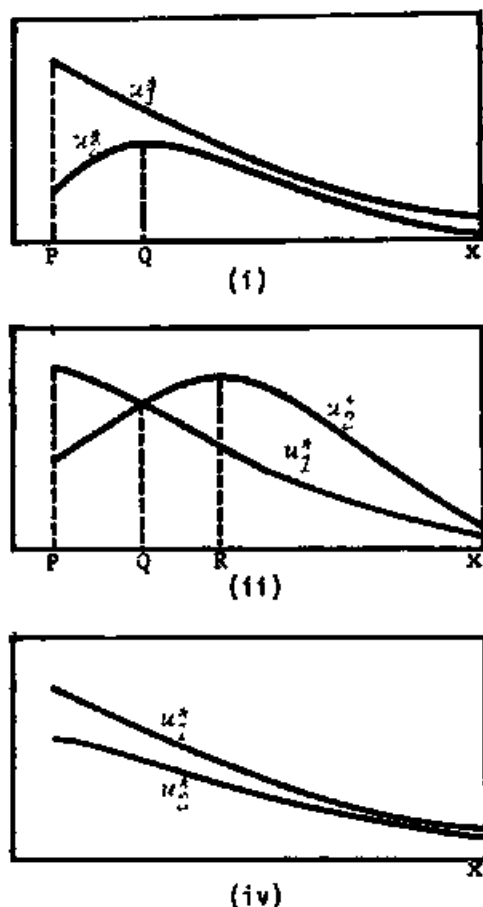


図4.3 図4.2の(i), (ii), (iv)に対応する個体密度 $u_1^*(x)$, $u_2^*(x)$ の分布ただし $\frac{dD}{dx} > 0$.

のどちらかを満たすわけはない。ここで θ_1, θ_2 は isocline と座標軸の交わる角度である。

次に異所的分布を示す具体的な事例を考察してみよう。それは、種1のみが種2に個体群圧を及ぼし、種2の分散力が高める場合である。すなわち $\beta_{11} = \beta_{12} = \beta_{22} = 0$ かつ $\beta_{21} \neq 0$ とする。この場合方程式 (4.4) は簡単に於て、

$$-\frac{du_1^*}{dx} = -\frac{r_1}{\alpha_1} \frac{dU}{dx} u_1^* \quad (4.7)$$

$$\frac{du_2^*}{dx} = -\frac{r_2}{\alpha_1} \frac{dU}{dx} u_2^* (\alpha_1 - \frac{r_1}{r_2} \beta_{21} u_1^*) / (\alpha_2 + \beta_{21} u_1^*)$$

となり、解が具体的に

$$u_1^* = C_1 \exp \{ -r_1 U(x) / \alpha_1 \}$$

$$u_2^* = C_2 (\alpha_2 + \beta_{21} u_1^*)^{-1 - \frac{\alpha_1 r_2}{\alpha_2 r_1}} u_1^* \frac{\alpha_1 r_2}{\alpha_2 r_1}$$

と求まる。 C_1, C_2 は種1及び種2の領域全体における総個体数 N_1, N_2 で定まる定数である。積 $\frac{du_1^*}{dx} \cdot \frac{du_2^*}{dx}$ を考えることに於て、 $u_1^*(x), u_2^*(x)$ の値が、どのような場合に、互いに反対となるかを調べるのがである。方程式 (4.7) より $u_1^*(x) > \alpha_1 r_2 / \beta_{21} r_1$ の満たされている領域において、 $u_1^*(x)$ と $u_2^*(x)$ の値が反対となる。したがって、 $\alpha_1 r_2 / \beta_{21} r_1$ が十分小さいときや種1の総個体数 N_1 が十分大きいときには、種1の種2に及ぼす個体群圧は非常に高くなり、異

所的分佈. すなわち, 空間的すみわけが期待される. 具体的に数値を与えて観
 べてみると, 図4.4, 図4.5 のように異所的分佈が見られる. この数値計
 算において, 使用したパラメーターの値を挙げると, 環境ポテンシャルとしては
 $U_1(x) = U_2(x) = 1.5(x-1)^2$, パラメーターの値は, $\alpha_1 = \alpha_2 = 1$, $\beta_{11} = \beta_{22} =$
 $\beta_{12} = 0$, $N_2 = 6$ で, 残りのパラメーターの値は, 図4.4では, $N_1 = 6$,
 $\beta_{21} = 0.1, 0.5, 10.$, 図4.5では $\beta_{21} = 10.$, $N_1 = 0.3, 1.5, 6.0$
 とした.

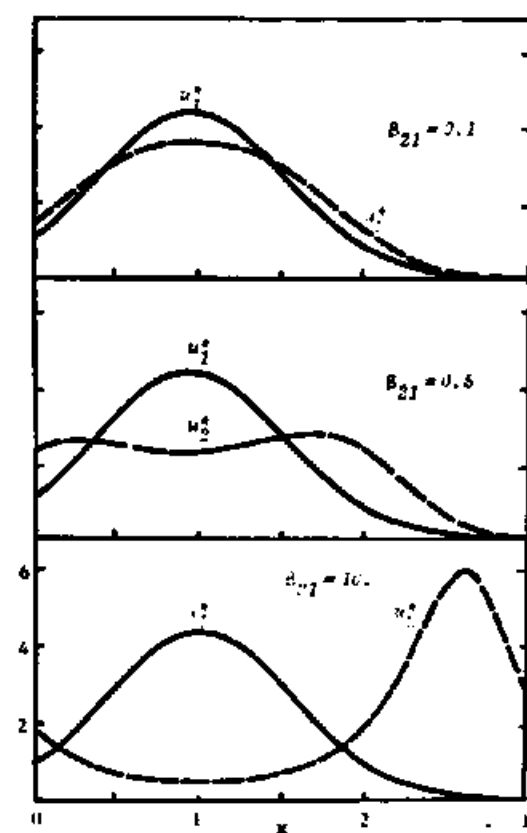


図4.4 空間的すみわけの例 (1)
 β_{21} の違いによるすみわけ.

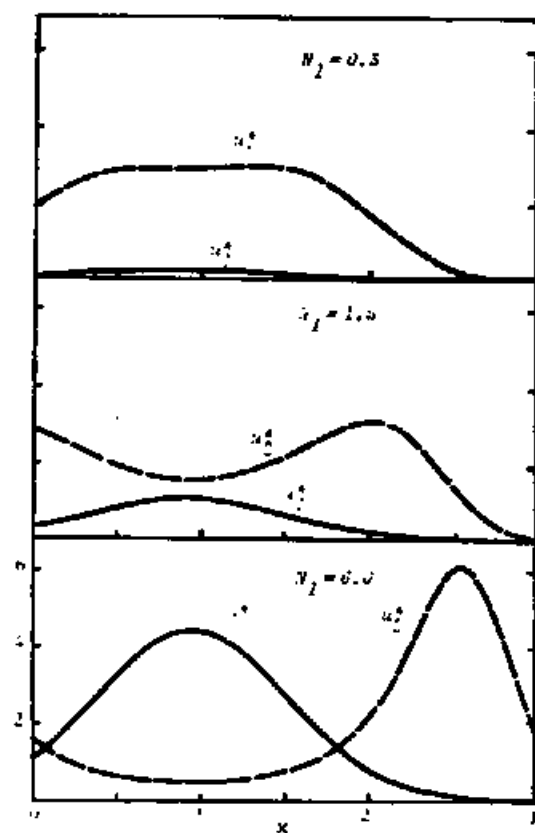


図4.5 空間的すみわけの例 (2)
 N_1 の違いによるすみわけ.

4.2 空間的すみわけによる共存

上の議論において、環境条件の空間的非一様性(環境ポテンシャル)と種間相互作用(個体群圧)により、空間的すみわけが生じることも見た。そこで、この空間的すみわけが生じる場合について、それが種間競争を緩和し、個体密度の分布を安定化する可能性を考察しよう。この問題を考えるために、まず空間が一様な場合について、既に §2 で述べた Lotka-Volterra 方程式の結果をもう一度取り上げる。

種間競争の関係にある二種に対して、L-V方程式は

$$\begin{aligned}\frac{du_1}{dt} &= (\varepsilon_1 - \mu_{11} u_1 - \mu_{12} u_2) u_1, \\ \frac{du_2}{dt} &= (\varepsilon_2 - \mu_{21} u_1 - \mu_{22} u_2) u_2,\end{aligned}\tag{4.8}$$

で与えられる。ただし、 $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \mu_{11}, \mu_{12}, \mu_{21}, \mu_{22}$ は正の定数である。§2 で議論したように

$$\mu_{12} / \mu_{22} < \varepsilon_1 / \varepsilon_2 < \mu_{11} / \mu_{21}$$

の条件が成立するときのみ二種は共存する。他の場合はどちらか一方の種が必ず滅亡する。

さて、方程式(4.8)に環境条件の空間的非一様性(環境ポテンシャル)と非線形拡散の移動(個体群圧)を導入して、空間一次元の系を考えてみよう。この系は方程式(4.3)と(4.8)を結びつけて

$$\begin{aligned}\frac{\partial}{\partial t} u_1 &= -\frac{\partial}{\partial x} J_1 + (\varepsilon_1 - \mu_{11} u_1 - \mu_{12} u_2) u_1 \\ \frac{\partial}{\partial t} u_2 &= -\frac{\partial}{\partial x} J_2 + (\varepsilon_2 - \mu_{21} u_1 - \mu_{22} u_2) u_2\end{aligned}\quad (4.9)$$

で記述されるとする。ここで J_1, J_2 は式(4.3)で与えられる個体群の流れである。

Levin (1974) はすでに種間競争における拡散の効果について研究している。しかしながら、ここでは、簡単な拡散の流れ。

$$J_1 = -\alpha_1 \frac{\partial}{\partial x} u_1, \quad J_2 = -\alpha_2 \frac{\partial}{\partial x} u_2$$

を用いたため、それが二種の共存を可能にし、安定化するということについて、はっきりした結論を得ていなかった。ここで提出している非線形拡散の系(4.9)については、解析的取り扱いが困難である。しかしながら、計算機によるシミュレーションを用いて、個体群圧と環境ポテンシャルにおいて異なる空間的おわけが、競争種の共存を可能にし、安定化するという結果が得られた。

計算機シミュレーションではパラメータの値を次の条件を満たすように選んでいる。すなわち

$$\mu_{21} / \varepsilon_2 > \mu_{11} / \varepsilon_1 \quad \text{かつ} \quad \mu_{12} / \varepsilon_1 > \mu_{22} / \varepsilon_2.$$

この条件は、§2で述べた Case (III) に対応し、空間が一様な系では、初期の個体密度の大小によって定数種1または種2のどちらか一方が必ず滅

七する。すなわち、二種の共存が起りえない。したがって、このようなパラメータ値に対しては、環境ポテンシャルや個体群圧をもつ方程式(4.9)が二種の共存を可能にするとはせず、空間的おむけにより、共存が可能であるということができる。

計算機シミュレーションの具体的な結果は図4.6に与えられている。ある空間一様な初期分布から出発した二種は十分に時間が経過後に定常分布 $u_1(x, \infty)$, $u_2(x, \infty)$ に達し、互いにすみ分ける事が示された。

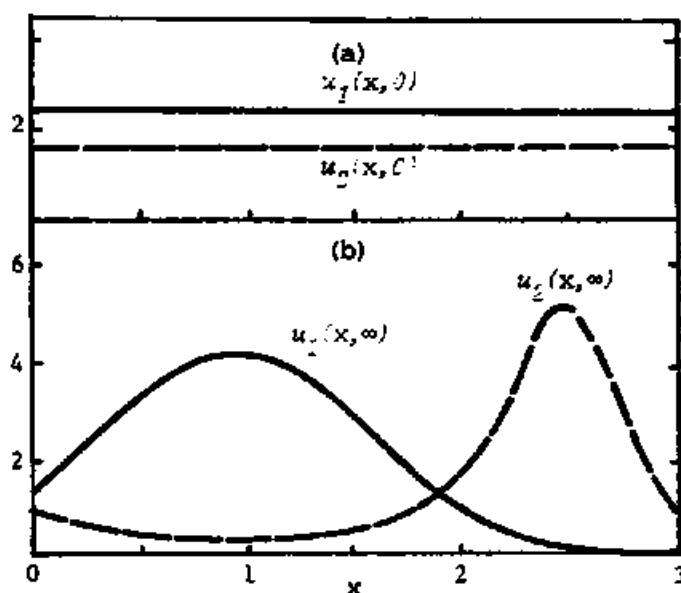


図4.6 空間的おむけによる二種共存の例。

$$A^0 = I - \sigma_- : V(x) = 1.5(x-1)^2, \quad d_1 = d_2 = 1.$$

$$\beta_{11} = \beta_{12} = \beta_{22} = 0, \quad \beta_{21} = 10, \quad \varepsilon_1 = \varepsilon_2 = 6.$$

$$\mu_{11} = \mu_{22} = 1.4, \quad \mu_{12} = \mu_{21} = 2.8.$$

結局、環境条件の空間非一様性(環境ポテンシャル)と非線形な分散(個体群圧)を考慮することにより、たとえ、二種が環境に対してほぼ同じ嗜好を持っていたとしても、少なくとも上で議論したような条件の下では、種間競争の関係にある二種の共存が可能であるといえる。

§ 5 環境条件の空間的非一様性

前節において示されたことは、環境条件の空間的非一様性（環境ポテンシャル）と個体群圧における分散が、種間競争の關係にある二種の共存に重要な役割を演じているということである。以下においても、環境条件の場所にお違いが、食う食われるの關係にある二種に対してもその安定性に関して重要であることを示そう。

自然環境において、生態系は多かれ少なかれ、非一様な空間的構造をもっている。いろいろな種が、競争關係や食う食われるの關係の相互作用を通して、その個体群分布の空間パターンをどのように形成していくか。また、その空間構造と系の安定性とはどのような關係にあるのであろうか。このような問題に多くの研究者が関心を払ってきた。この問題はまた、拡散をともなう化学反応系や生物の形態形成の過程といったところの問題と同じものを含み、これらの研究と並列的に取り扱われてきている（Segel & Jackson (1972), Hader, Heiden & Rotke (1974), Comins & Blatt (1974), Dubois (1975), Murray (1975), Mimura & Nishida (1978)）。

食う食われるの關係にある二種の系に関して、Segel & Jackson は、空間的に一様な系が拡散によって、非一様な空間パターンを形成するための条件を与えている。そこでは、Turing (1952) の考えに基づいて、線形化された prey-predator の系についての研究がなされ、空間的に非一様な擾乱が拡散によって増幅され、空間的に一様な分布を不安定にするための条件が示された。

拡散の作用は、生物が分散することによって、個体密度の高い所は低く、低い所は高くなるように働くものだと考えると、上の事実も、パラドキシカルな現象である。

ところで、Lotka-Volterra type (L-V type) の prey-predator 系では、Segel & Jackson の条件が満たされず、Murray や Mimura & Nishida によって示されたように、系は空間的に一様な分布となる。このとき、時間的には、周期的振動が残され、定常にはならない。Haderer, Heiden, & Rathe は、同じ L-V type の系を考察して、境界でそれぞれの種の個体密度とある値に固定するという条件を用いれば、非一様な定常な空間パターンの分布が形成されることを示した。

これらの数理モデルでは環境条件が空間的に一様な場合であった。しかしながら、自然の生態系においてはもとより環境条件が空間的に非一様であり、したがって、非一様な環境条件のもとでの空間パターンの形成を考察しなければならない。特にその空間パターンの安定性を調べる必要がある。上に述べたように空間的に一様な L-V type の系においては、拡散項があっても時間的振動は残る。では、非一様な環境条件では、この振動は減衰し、系は安定になるであろうか。あるいは逆に、複雑な振舞いを示し、渾沌とした状態になるであろうか。

空間的に非一様な環境条件での prey-predator 系の研究については Comins & Blath によって、一部行われている。彼らは、非一様な環境条件として、環境ポテンシャルを用いた。L-V type の系を線形化近似や

計算機シミュレーションの方法によって研究し、安定で非一様な空間分布が形成されることを示している。ここでは空間的に非一様な環境条件として、増殖率や捕食率が場所によって異なる場合とし、prey だけが predator の一方のみが拡散する系を取り扱う。結果を先に述べれば、考察された空間非一様な $L-V$ type の系では、個体密度の空間分布が漸近的に大域的に非一様な定常分布に近づいていくことが示される。

5.1 モデルと定常分布

単純な数理モデルとして、一元的に結合された N 個のパッチからなる系を取り扱う(図 5.1)。増殖率や捕食率が各パッチで異なっている prey-predator の系である。さらに、predator の各個体はパッチの境界を横切って、隣りのパッチへとランダムな拡散ができるとし、prey の各個体の方は、各パッチに閉じ込められて、隣りのパッチへは拡散できないと仮定する。このような N 個のパッチから

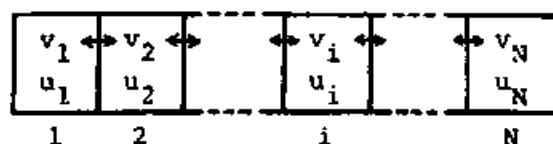


図 5.1 1 次元の N 個のパッチからなるモデル。

u_i, v_i はそれぞれ i 番目のパッチにいる prey と predator の個体密度 predator のみ拡散する

系は $L-V$ type のモデルは.

$$\dot{u}_i = (a_i - b_i v_i) u_i$$

$$\dot{v}_i = (-c_i + d_i u_i) v_i + D(v_{i+1} - 2v_i + v_{i-1})$$

$$i = 1, 2, \dots, N$$

で与えられる。ここで u_i, v_i はそれぞれ i 番目のハッチでの prey と predator の個体密度であり、パラメータ a_i, b_i, c_i, d_i, D は正の定数とする。さらに predator に対する境界条件としては $v_0 = v_1, v_{N+1} = v_N$ とする。この方程式において、 $d_i u_i$ を u_i で置きかえても系の性質は変わらないので、以後の解析では、方程式

$$\dot{u}_i = (a_i - b_i v_i) u_i$$

$$\dot{v}_i = (-c_i + u_i) v_i + D(v_{i+1} - 2v_i + v_{i-1}) \quad (5.1)$$

$$i = 1, 2, \dots, N$$

について考察を行なう。境界条件は $v_0 = v_1, v_{N+1} = v_N$ である。

方程式 (5.1) の定常分布 $(\bar{u}, \bar{v}) = (\bar{u}_1, \dots, \bar{u}_N, \bar{v}_1, \dots, \bar{v}_N)$ は、代数方程式

$$(a_i - c_i \bar{v}_i) \bar{u}_i = 0$$

$$(-c_i + \bar{u}_i) \bar{v}_i + D(\bar{v}_{i+1} - 2\bar{v}_i + \bar{v}_{i-1}) = 0 \quad (5.2)$$

$$i = 1, 2, \dots, N$$

の解で与えられる。ここで $\bar{v}_0 = \bar{v}_1$, $\bar{v}_{N+1} = \bar{v}_N$ である。方程式 (5.2) には数多くの解があるが、その中で興味があるのは各パッチにおける個体密度 u_i , v_i の値が正または 0 ($u_i, v_i \geq 0$) となるような非負の定常解である。次式で与えられる $(u^*, v^*) = (u_1^*, \dots, u_N^*, v_1^*, \dots, v_N^*)$ は方程式 (5.2) の一つの解である。

$$v_i^* = a_i / c_i$$

$$u_i^* = c_i - D(v_{i+1}^* - 2v_i^* + v_{i-1}^*) / v_i^* \quad (5.3)$$

$$i = 1, 2, \dots, N$$

ただし, $v_0^* = v_1^*$, $v_{N+1}^* = v_N^*$ である。 v_i^* の値は, a_i, c_i が正であるから, 全ての i について, 正である。もし, u_i^* の値がすべて, 0 または正であるなら, 明らかに (u^*, v^*) は非負の定常解である。しかしながら, u_i^* の値はパラメータの値に依存し, いつも非負になるとは限らない。したがって, このときには, 次に述べる逐次代入法により, 非負の定常解を得なければならない。

非負定常解を得るための逐次代入法において, k -step 目の u_i, v_i の値をそれぞれ u_i^k, v_i^k と表わし, パッチの index を u_i^k の符号によって, 三つに

分類する。すなわち、

$$S_k^+ = \{i \mid u_i^k > 0\}.$$

$$S_k^0 = \{i \mid u_i^k = 0\}.$$

$$S_k^- = \{i \mid u_i^k < 0\}.$$

逐次代入法は式 (5.3) で与えられる解 (u^*, v^*) から出発して $(u_i^0 = u_i^*, v_i^0 = v_i^*)$, $(k+1)$ -step 目の値 u_i^{k+1}, v_i^{k+1} を

$$u_i^{k+1} = 0 \quad i \in S_k^0 \cup S_k^- \quad (5.4a)$$

$$v_i^{k+1} = v_i^k \quad i \in S_k^+ \quad (5.4b)$$

$$(-c_i + u_i^{k+1})v_i^{k+1} + D(v_{i+1}^{k+1} - 2v_i^{k+1} + v_{i-1}^{k+1}) = 0$$

$$i = 1, 2, \dots, N \quad (5.4c)$$

で与える。ただし $v_0^{k+1} = v_1^{k+1}$, $v_{N+1}^{k+1} = v_N^{k+1}$ である。

上の式は $2N$ 個の未知変数 u_i^{k+1}, v_i^{k+1} ($i=1, 2, \dots, N$) についての連立方程式であるが、式 (5.4a) と (5.4b) によって、 N 個の変数の値は直接与えられ、式 (5.4c) の $u_i^{k+1} v_i^{k+1}$ の積の項においては、常にどちらかの変数の値は定まっている。したがって、 $(k+1)$ -step 目の u_i^{k+1}, v_i^{k+1} の値を求めるためには、 N 個の未知変数に対する式 (5.4c) だけの線形方程式を考えれば十分である。

次の2つの補題により、非負の定常解は少なくとも N -step 目までの段階で与えられる。

補題 5.1

$(k+1)$ -step 目の値 u_i^{k+1} , v_i^{k+1} は式 (5.4) において一意的に決定され、 v_i^{k+1} は v_i^k に等いか大きい。すなわち

$$v_i^{k+1} \geq v_i^k > 0 \quad i=1, 2, \dots, N \quad (5.5)$$

が成り立つ。

補題 5.2

n -step 目において、集合 S_n^+ がはじめて空集合になるとする。そのとき、 u_i^n , v_i^n をそれぞれ \bar{u}_i , \bar{v}_i で表わると、 $\bar{u}_1, \bar{u}_2, \dots, \bar{u}_N$ の中で少なくとも 1 つは正の値である。すなわち、 S_n^+ は空集合ではない。さらに、 S_n^+ に属する index i に対しては、 $\bar{v}_i = v_i^*$ が成り立つ。

証明は付録 C に与えられている。補題 5.2 において与えられる $(\bar{u}, \bar{v}) = (\bar{u}_1, \dots, \bar{u}_N, \bar{v}_1, \dots, \bar{v}_N)$ は方程式 (5.2) を満し、系 (5.1) の非負の定常分布である。それは、逐次代入法 (5.4) と S_n^+ が空集合であることより明らかである。また、補題 5.1 において、 $\bar{v}_i \geq v_i^* > 0$ となることも明らかである。この非負の定常解 (\bar{u}, \bar{v}) は

$$\bar{u}_i = 0 \quad i \in S_n^+ \quad (5.6a)$$

$$\bar{v}_i = v_i^* = a_i / b_i \quad i \in S_n^+ \quad (5.6b)$$

$$(-c_i + \bar{u}_i) \bar{v}_i + D (\bar{v}_{i+1} - 2\bar{v}_i + \bar{v}_{i-1}) = 0$$

$$i = 1, 2, \dots, N \quad (5.6c)$$

を満している。

5.2 定常分布の安定性.

逐次代入法 (5.4) で構成された非負の定常解 (\bar{u}, \bar{v}) の安定性に関して、次の定理が成り立つ。

定理 5.1

逐次代入法 (5.4) で与えられる方程式 (5.1) の非負定常解 (\bar{u}, \bar{v}) は、次の条件 (5.7) が満されている場合を除いて、漸近安定である。

条件は、

$$i) \quad a_i = \alpha \quad i = 1, 2, \dots, N \quad (5.7a)$$

かつ、

$$ii) \quad c_i - D \left(\frac{1}{b_{i+1}} - \frac{2}{b_i} + \frac{1}{b_{i-1}} \right) b_i = \delta$$

$$i = 1, 2, \dots, N \quad (5.7b)$$

であるとし、 $t_0 = t_1$, $t_{N+1} = t_N$.

もし、条件 (5.7) が満たされているなら、周期解

$$\begin{aligned} u_i(t) &= \xi(t) \\ v_i(t) &= \eta(t) / c_i \end{aligned} \quad i=1, 2, \dots, N \quad (5.8)$$

が存在する。ただし、 $\xi(t)$, $\eta(t)$ は $L-V$ 方程式

$$\begin{aligned} \dot{\xi} &= (\alpha - \eta) \xi \\ \dot{\eta} &= (-\delta + \xi) \eta \end{aligned}$$

の解である。さらに系 (5.1) のどの解も $t \rightarrow \infty$ のとき上の周期解 (5.8) の1つに近づく。

この定理は、条件 (5.7) の成り立つような特別な場合を除いて、空間的に非一様な定常分布が環境条件の非一様性によって、確立されることを示している。一様な環境条件のもとでは、例えば $a_i = \alpha$, $b_i = \beta$, $c_i = \delta$ のときには、系は一様になるが、時間的振動が残り、定常にはならない (c.f. Murray (1975), Mimura & Nishida (1978))。

定理 5.1 の証明は Lyapunov の方法によってなされるが、より直接的には、La Salle & Lefschetz (1961) にある定理を適用することによって行われる。そこで定理を証明するために、一つの Lyapunov 関数 $H(u, v)$ を構成し、そ

の性質を解析することから始める。

系(5.1)に対して函数 $H(u, v)$ を

$$H(u, v) = \sum_{i=1}^N \bar{v}_i \left[\{u_i - \bar{u}_i - \bar{u}_i \ln(u_i / \bar{u}_i)\} / \bar{v}_i \right. \\ \left. + v_i - \bar{v}_i - \bar{v}_i \ln(v_i / \bar{v}_i) \right] \geq 0 \quad (5.9)$$

で定義する。ただし、 $\bar{u}_i = 0$ のとき、 $u_i - \bar{u}_i - \bar{u}_i \ln(u_i / \bar{u}_i)$ の項は、 u_i のみとし、この函数 $H(u, v)$ の定義域 Ω は、

$$\Omega = \{ (u_1, \dots, u_N, v_1, \dots, v_N) \mid \bar{u}_i = 0 \text{ とする } i \text{ に対して} \\ u_i \geq 0, \bar{u}_i > 0 \text{ とする } i \text{ に対して } u_i > 0, \text{ 全ての } i \\ \text{に対して } v_i > 0 \}$$

であるとする。一般に微分方程式の解の存在と一意性により、初期値 $(u(0), v(0))$ が領域 Ω の中にあるなら、時間 t における解 $(u(t), v(t))$ も領域 Ω にとどまることがわかる。これは、函数 H がどの時間 t においても定義されることを示している。領域 Ω において、函数 $H(u, v)$ は明らかに正または 0 であり、特に 0 となるのは、定常点 (\bar{u}, \bar{v}) においてのみである。

系(5.1)の解の軌道に沿っての函数 H の時間 t に関する微分を求めてみれば、式(5.1)を使って、 H の時間微分は、

$$\dot{H} = \sum_{i=1}^N \bar{v}_i \left\{ (\dot{u}_i - \bar{u}_i \dot{u}_i / u_i) / \bar{v}_i + \dot{v}_i - \bar{v}_i \dot{v}_i / v_i \right\}$$

$$\begin{aligned}
&= \sum_{i=1}^N \bar{v}_i \left[(u_i - \bar{u}_i) \left(\frac{a_i}{b_i} - v_i \right) \right. \\
&\quad \left. + (v_i - \bar{v}_i) \left(-c_i + u_i + D \frac{v_{i+1} - 2v_i + v_{i-1}}{v_i} \right) \right]
\end{aligned}$$

で与えられる。さらに式(5.3)と(5.6)を使って、項を整理すると

$$\begin{aligned}
\dot{H} &= -D \sum_{i=1}^{N-1} \frac{v_{i+1}}{v_i} \left(\bar{v}_i - \frac{\bar{v}_{i+1} v_i}{v_{i+1}} \right)^2 \\
&\quad + \sum_{i \in S} \bar{v}_i (v_i^* - \bar{v}_i) u_i \leq 0
\end{aligned} \tag{5.10}$$

となる。ただし、 $v_0 = v_1$, $v_{N+1} = v_N$, $\bar{v}_0 = \bar{v}_1$, $\bar{v}_{N+1} = \bar{v}_N$ で集合 S は

$$S = \{ i \mid i \in S_n^+ \text{ かつ } \bar{v}_i \neq v_i^* \} \tag{5.11}$$

で定義される。図5.2は集合 S_n^+ , S_n^0 , S の包含関係を表わいたものである。補題5.1によつて、 $v_i^* - \bar{v}_i$ は0または負であるから、 \dot{H} も0または負となる。

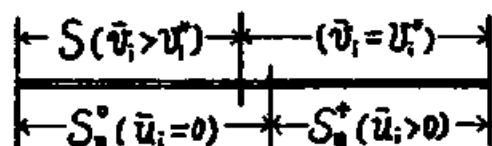


図 5・2 集合 S , S_n^0 , S_n^+ の包含関係

$\dot{H}=0$ となる点の集合が定常解 (\bar{u}, \bar{v}) のみからできているなら、函数

$H(u, v)$ は Lyapunov 函数となり, その定常解 (\bar{u}, \bar{v}) は漸近安定となる。
 したがって, ここで考察している系(5.1)においては, 明らかに他の点でも $\dot{H}=0$ となる。
 この問題を解決するために, La Salle & Lefschetz (1961) にある定理を適用することにする。

定理 5.2 (La Salle & Lefschetz)

自律系

$$\dot{x} = X(x), \quad X(0) = 0$$

において, スカラー函数 $V(x)$ を 1 回連続微分可能な函数とする。 Ω_r を $V(x) < r$ をみたす x の領域とし, さらに, Ω_r は有界で, Ω_r の中では,

$$\dot{V}(x) \leq 0 \quad \text{かつ} \quad x \neq 0 \quad \text{に対して} \quad V(x) > 0$$

が成り立つと仮定する。 集合 R を Ω_r の中で $\dot{V}(x)=0$ となる点すべての集まりとし, M を R の中の最大不変集合とすると, Ω_r の中の解 $x(t)$ は, $t \rightarrow \infty$ のとき, M に限りなく近づく。

ここで不変集合 M とは M 上の点から出発した, $\dot{x} = X(x)$ の解の軌道の点すべてが M に含まれるような集合である。 系(5.1) 及び 式(5.9)で与えられる函数 $H(u, v)$ は定理 5.2 の条件をみたしているため, あとは最大不変集合 M を見い出すことにより, 定理 5.1 の証明は完成する。 最大不変

集合に関して、次の補題 5.3 を証明することができ、証明は付録 D にある。

補題 5.3

もし、定理 5.1 の条件 (5.7) が満たされていないならば、最大不変集合 M は式 (5.6) をみたす 非負の定常解 (\bar{u}, \bar{v}) のみからできている。条件 (5.7) が満たされているときは、最大不変集合 M は

$$M = \{ (u_1, \dots, u_N, v_1, \dots, v_N) \mid$$

$$u_1 = u_2 = \dots = u_N \text{ かつ } c_1 v_1 = c_2 v_2 = \dots = c_N v_N \}$$

で与えられる。

容易にわかるように、式 (5.8) は 方程式 (5.1) の解であり、上で与えられた最大不変集合 M に属する。それ故に、定理 5.1 は、定理 5.2 と 補題 5.3 によって証明されたことになる。

最後に注意しなければならない事柄が 1 つある。系 (5.1) では、 $prey$ はパッチの境界を越えて拡散することはできない。したがって、初期値において、 $prey$ が 0 以下にあれば、以後、そのパッチは常に $prey \leq 0$ となる。すなわち、 $u_i(0) = 0$ ならば、任意の時間 t において、 $u_i(t) = 0$ である。 Ω_r の定義によれば、もし、 $\bar{u}_i > 0$ ならば Ω_r は $u_i = 0$ となる点を含みない。それゆえ、定理 5.1 をこの場合に適用することはできない。このような初期値で $u_i(0) = 0$ となる場合については、次で議論

されよう。

5.3 非一様な空間の重要性.

上で証明されたように、系が空間的に一様な場合、すなわち、 $a_i = a, b_i = \beta, c_i = \gamma$ のとき、prey と predator のそれぞれの個体密度は空間的に一様となるが、時間的な振動が残る。逆にもし系が空間的に非一様な場合、すなわち、条件(5.7)が満たされないとき、系は空間的に非一様な定常分布を形成する。これらのことから、環境条件の空間的非一様性によって、系が安定化され、空間分布のパターンが形成されるといえる。

さて、ここで、あるパッチで初期に prey の密度が 0 となる場合を考えてみる。方程式(5.1)で表わされるモデルでは、prey は拡散しない。したがって、時間が経っても初期に prey の密度が 0 のパッチでは常にその密度は 0 であり、系の初期値における空間的非一様性は常に保たれる。このような初期値の空間的非一様性が系の安定性にどのような影響を与えるであろうか。特に環境条件が空間的に一様で、定理 5.1 の条件(5.7)が満たされているような場合に興味がある。なぜなら、この場合、prey を欠くパッチがあれば、個体密度分布は一様となり、時間的振動が永続するからである。

一つの例を取り上げて、この問題を検討してみよう。系としては、環境条件が空間的に一様であり、増殖率や捕食率が場所依存しない。次の

のような場合を考える。

$$a_i = \alpha, \quad b_i = \beta, \quad c_i = \gamma \quad i = 1, 2, \dots, N.$$

したがって、 k 番目の11.4は prey を食っているとする。つまり、初期条件として、

$$u_i(0) > 0 \quad i \neq k$$

$$u_k(0) = 0$$

$$v_i(0) > 0 \quad i = 1, 2, \dots, N$$

とする。このとき、 $u_k = 0$ を満たす非負の定常解 (\bar{u}, \bar{v}) は、

$$\bar{u}_i = \begin{cases} \gamma & i \neq k-1, k, k+1. \\ 0 & i = k. \\ \frac{\gamma(\gamma+2D)}{\gamma+2D} & i = k-1, k+1. \end{cases}$$

$$\bar{v}_i = \begin{cases} \frac{\alpha}{\beta} & i \neq k \\ \frac{2D\alpha}{(\gamma+2D)\beta} & i = k. \end{cases}$$

となる。この非負定常解 (\bar{u}, \bar{v}) を用いて、函数 $H(u, v)$ を式(5.9)で定義する。 $u_k(t) = 0$ に注意すれば $\dot{H} \leq 0$ となる。以下、定理5.1の証明と同様にすればこの定常解が漸近安定であることが示される。

このようにここで用いられている $L-V$ type の系(5.1)では、増殖率や捕食率

に空間的に非一様性がある場合をけておく。あるパッチで prey の初期密度が 0 であるような初期条件に空間的に非一様性がある場合にも prey と predator の個体密度の分布が時間と共に、非一様な定常分布に近づく。言い換えれば、空間的に非一様な環境条件において、系 (5.1) が安定化されると言える。この様子をわかり易く見るためにモデルの計算機シミュレーションを行った。その結果を図 5.3 に示しておく。そのとき用いたパラメーターの値を表 5.1 に、そのパラメーターの値に対する非負定常分布の計算を表 5.2 に示しておく。図 5.3 より、各パッチの個体密度が定常状態になっていくことがよくわかる。

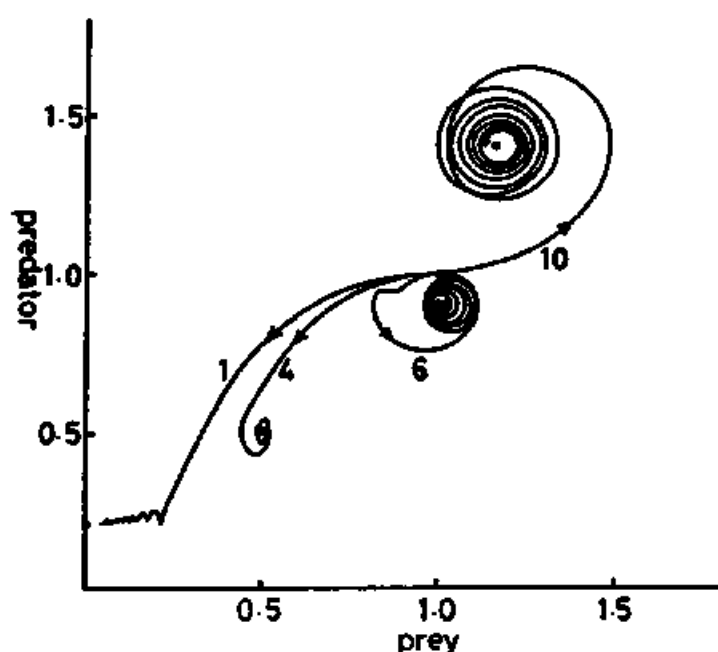


図 5.3 1, 4, 6, 10 番目のパッチにおける prey と predator の個体密度の軌道 (u_i, v_i)。

表 5-1 パラメーターの値

patch i	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
a_i	0.2	0.25	0.35	0.5	0.7	0.9	1.1	1.25	1.35	1.4
$b_i = c_i = 1, (i=1, 2, \dots, 10), D = 4.8.$										

表 5-2 逐次代入法と非偏の定常分布

patch i	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$v_i^0 = v_i^1$	0.2	0.25	0.35	0.5	0.7	0.9	1.1	1.25	1.35	1.4
$u_i^0 = u_i^1$	-0.2	0.04	0.314	0.52	1.0	1.0	1.210	1.192	1.170	1.171
v_i^1	0.207	0.25	0.35	0.5	0.7	0.9	1.1	1.25	1.35	1.4
u_i^1	0.0	-0.092	0.314	0.52	1.0	1.0	1.210	1.192	1.170	1.171
$v_i^2 = \tilde{v}_i$	0.210	0.253	0.35	0.5	0.7	0.9	1.1	1.25	1.35	1.4
$u_i^2 = \tilde{u}_i$	0.0	0.0	0.266	0.52	1.0	1.0	1.210	1.192	1.170	1.171

5.4 prey の拡散

今我々は predator のみが拡散において、各パッチ間を移動できるとして、
 ここでは逆に prey のみが移動でき、predator は移動できない場合を考
 える。前と同様に prey-predator の系を L-V type の方程式で表せば、

$$\begin{aligned} \dot{u}_i &= (a_i - v_i) u_i + D(u_j - u_i) \\ \dot{v}_i &= (-c_i + d_i u_i) v_i \quad i \neq j, i=1, 2. \end{aligned} \quad (5.12)$$

となる。ただし、議論を簡単にするために系は 2 つのパッチのみからなるとした。
 方程式 (5.12) の定常解の一つ $(u^*, v^*) = (u_1^*, u_2^*, v_1^*, v_2^*)$ は、

$$\begin{aligned}
 u_1^* &= \frac{c_1}{d_1}, & u_2^* &= \frac{c_2}{d_2} \\
 v_1^* &= a_1 + D \left(\frac{u_1^*}{u_2^*} - 1 \right), & v_2^* &= a_2 + D \left(\frac{u_2^*}{u_1^*} - 1 \right)
 \end{aligned}
 \tag{5.13}$$

で与えられる。ここで u_1^*, u_2^* がともに正とすると、 (u^*, v^*) は非負の定常解となる。

この定常解 (u^*, v^*) に対して、式(5.9)と同様な函数 $H(u, v)$ を構成することかできる。すなわち、函数 $H(u, v)$ と、

$$\begin{aligned}
 H &= \sum_{i=1}^2 u_i^* \left[u_i - u_i^* - u_i^* \ln \frac{u_i}{u_i^*} \right. \\
 &\quad \left. + \{ v_i - v_i^* - v_i^* \ln \frac{v_i}{v_i^*} \} / d_i \right]
 \end{aligned}
 \tag{5.14}$$

と定義する。この函数 H の時間微分は、

$$\dot{H} = -D \frac{u_2}{u_1} \left(u_1^* - \frac{u_2^* u_1}{u_2} \right)^2 \leq 0$$

で、負又は 0 となり、 H は Lyapunov 函数となる。predator のみか拡散する場合と同様にすれば、条件

$$\text{i) } c_1 = c_2 \quad \text{かつ} \quad \text{ii) } a_1 - D \frac{d_2}{d_1} = a_2 - D \frac{d_1}{d_2}$$

が満たれる場合を除いて、定常解 (u^*, v^*) が漸近安定になることが証明される。

ところで、式(5.13)で与えられる定常解 (u^*, v^*) において、 $v^* > 0$ は必ずしも成り立たない。例えば D が大きくて、 a_1, c_1 が十分小さいときには $v^* < 0$ となり得る。このようなとき、次式で与えられる $(\bar{u}, \bar{v}) = (\bar{u}_1, \bar{u}_2, \bar{v}_1, \bar{v}_2)$ が、非負の定常解の一つとなる。

$$\begin{aligned} \bar{u}_1 &= \frac{(D-a_1)c_2}{d_2}, & \bar{u}_2 &= \frac{c_2}{d_2} = u_2^* \\ \bar{v}_1 &= 0, & \bar{v}_2 &= a_2 + D(\bar{u}_2/\bar{u}_1 - 1). \end{aligned} \quad (5.15)$$

ここで $0 < \bar{u}_1 \leq u_1^*$ が成立することに注意しておく。この定常解 (\bar{u}, \bar{v}) に対する Lyapunov 函数として、式(5.14)の u_i^*, v_i^* を \bar{u}_i, \bar{v}_i に置きかえたものを使用すればよい。H を 時間に関して微分すれば、

$$\dot{H} = -D \frac{u_2}{u_1} \left(\bar{u}_1 - \frac{\bar{u}_2 u_1}{u_2} \right)^2 + \bar{u}_1 (\bar{u}_1 - u_1^*) v_1 \leq 0$$

となり、定理5.1の証明と同様にして、定常解 (\bar{u}, \bar{v}) が漸近安定であることがわかる。

さて、系(5.12)に対しても、あるパラメータにおいて初期に predator が存在しないという場合の問題がある。このような場合について、1つの例を考察してみよう。初期条件として、 $v_1(0) = 0$ とする。定常解は $v_i^* \leq 0$ の場合と同じ式(5.15)で与えられる。しかしながら、結果は $D - a_1$ の符号によって異なる。

i) $D - a_1 > 0$ のとき、定常点 (\bar{u}, \bar{v}) は安定である。

(証明は $u_1 \neq 0$ の場合と同じ)

ii) $D - a_1 < 0$ のとき. u_1 は時間と共に無限に増大していく。

(証明: 式 (5.12) より u_1 についての方程式は

$$\dot{u}_1 = (a_1 - D) u_1 + D u_2$$

で与えられる。 $u_2 \geq 0$ より $u_1(t) \geq u_1(0) \exp\{(a_1 - D)t\}$ が

成立する。 $a_1 - D > 0$ より $u_1(t) \rightarrow \infty$ ($t \rightarrow \infty$) となる。)

ii) の場合. パラ 4.1 では predator を欠いているので prey の増殖率を抑えることができません. prey の爆発的増大を許す. これに対して拡散が十分に大きい i) の場合. パラ 4.1 の prey の個体が増大しても パラ 4.2 へ分散することによって. パラ 4.1 での増殖を抑えている。

ここで見方を変えれば predator の存在しないパラ 4 は prey にとって捕食されることからの隠れ家になっている。Murdoch & Oaten (1975) は. prey-predator 系において. prey の隠れ家の存在が捕食過程に switching 効果と及ぼし系を安定化することを示している。上の i) の場合も prey の隠れ家の存在によって系が安定化されることを示している。隠れ家の存在は prey にとって環境条件の空間的な非一様性を意味していると考えることができる。これもまた. 環境条件の空間的な非一様性が. 系を安定にしているといえよう。

§ 6. おわりに

生物集団の安定化機構の問題について、種々の事例を議論してきた。それは現実の近似という意味においては、ホー一次近似で抽象的、概念的なものであったが、生物集団に関与する種々の相互作用や環境条件の重要性が明確に指摘できた。

今後の重要な問題点は、種を構成する各個体の個性あるいは個性といったものが、生物集団の安定化機構にどのような影響を与えるかということであろう。種を構成する生物個体は、物理学や化学で取り扱われる分子や原子と違って、一様な物体でありえず、生物集団は本質的に非一様な要素の集合体である。生物集団の中にある階層構造や社会構造といったものがその安定性にとって、重要なものとなる。

謝辞 本論文をまとめるにあたり、御指導いただいた寺本 英教授に感謝すると共に、多くの有益な議論をしていただいた 山口昌哉教授、重定南奈子博士、三村昌泰博士、山村 則男博士、中島久男博士の方々にお礼を述べ申しあげる。なお、本論文における数値計算は、京都大学大型計算センターのグラフィックシステムにより計算されたものである。

参考文献

- Comins, H. N. & Blatt, D. W. E. (1974): *Jour. theor. Biol.* 48, 75.
- Dubios, D. M. (1975): *Ecological Modeling* 1, 67.
- Gause, G. H. (1934): *The Struggle for Existence*. Baltimore: William Wilkins.
- Gurney, W. S. C. & Nisbet, R. M. (1975): *Jour. theor. Biol.* 52, 441.
- Gurney, W. S. C. & Nisbet, R. M. (1973): *Jour. theor. Biol.* 56, 249.
- Hadler, K. P., an der Heiden, U. & Rothe, F. (1974): *Jour. Math. Biology* 1, 165.
- Holling, C. S. (1961): *Ann. Rev. Ent.* 6, 163.
- Hutchinson, G. E. (1948): *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 50, 221.
- Kiritani, K., Hokyō, N. & Yukawa, J. (1963): *Res. Popul. Ecol.* 5, 11.
- La Salle, J. & Lefschetz, S. (1961): *Stability by Liapunov's direct method; with applications*. New York: Academic Press.
- Leigh, E. (1968): *In Some Mathematical Problems in Biology*. Providence: Am. Math. Soc.
- Levin, S. A. (1974): *Am. Nat.* 108, 207.
- Levin, S. A. (1976): *In Some Mathematical Questions in Biology VII*. (S. A. Levin ed.) *Lectures on Mathematics in the Life Science*, vol. 3. Providence, R. I.: Am. Math. Soc.
- Levins, R. (1968): *Evolution in Changing Environments*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Lotka, A. J. (1925): *Elements of Physical Biology*. Baltimore: William & Wilkins.
- MacArthur, R. (1969): *Proc. Nat. Acad. Sci.* 64, 1369.
- May, R. M. (1973a): *Amer. Nat.* 107, 621.

- May, R. M. (1973b): *Stability and Complexity in Model Ecosystems*.
Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press.
- May, R. M. (1974): In *Some Mathematical Problems in Biology*. vol. 4.
Providence, R. I.: Am. Math. Soc.
- May, R. M. & MacArthur, R. (1972): *Proc. Nat. Acad. Sci.* 69, 1109.
- Merrel, D. J. (1951): *Am. Nat.* 85, 159.
- Mimura, M. & Nishida, T. (1978): *Publ. RIMS, Kyoto Univ.* 14, 269.
- Montroll, E. W. & West, B. J. (1973): In *Synargetics*. (H. Haken,
ed.) Stuttgart: Teubner.
- Morishita, M. (1952): *Physiol. Ecol. Japan*, 5, 1.
- Morishita, M. (1971): In *Statistical Ecology*, vol. 1. (G. E. Patil,
E. C. Pielow & W. E. Waters, ed.) Penn.: State Univ. Park.
- MURdoch, W. W. & Oaten, A. (1975): *Adv. Ecol. Res.* 9, 2.
- Murray, J. D. (1975): *Jour. theor. Biol.* 52, 459.
- Pielow, E. C. (1969): *An Introduction to Mathematical Ecology*.
New York: Wiley-Interscience.
- Roughgarden, J. & Feldman, M. (1975): *Ecology* 56, 489.
- Royama, A. (1971): *Res. Popul. Ecol., Suppl.* 1, 1.
- Segel, L. A. & Jackson, J. L. (1972): *Jour. theor. Biol.* 37, 545.
- Shigesada, N. & Teramoto, E. (1978): *Jap. Jour. Ecol.* 28, 1.
- Shinozaki, K. & Kira, T. (1956): *Jour. Inst. Polytech. Isaka City
Univ.* D7, 35.
- Steele, J. H. (1974): *Structure of Marine Ecosystems*. Harvard Univ.
Press.
- Takahashi, F. (1964): *Res. Popul. Ecol.* 6, 28.

- Tansky, M. (1976): In *Preogress in Theoretical Biology*. (R. Rosen, ed.) vol. 4, 205. London: Academic Press.
- Tansky, M. (1978): *Mem. College Sci. Univ. Kyoto*, B.7, 37.
- Teramoto, E., Kawasaki, K. & Shigesada, N. (1978): *Jour. theor. Biol.* (to appear).
- Turing, A. M. (1952): *Phil. Trans. Roy. Soc. B*, 237, 5.
- Utida, S. (1953): *Ecology* 4, 301.
- Volterra, V. (1926): *Mem. Acad. Lincei*. 2, 31.
- Volterra, V. (1931): *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Paris: Gauthiers-Villars.
- Yamamura, N. (1976): *Bull. Math. Biol.* 38, 517.
- Zeeman, E. C. (1972): In *Towards a Theoretical Biology*. vol. 4, Edinburgh: Edinburgh Univ, Press.

付録.

A. 一種の場合の厳密解.

方程式(2.2)において初期値が $u_1^0=0$ かつ $u_2^0=0$ の場合と取扱
 う。 $u_2^0=0$ の場合も同様となるので $u_1^0=0$ とする。このとき種1に対して常に
 $u_1(t)=0$ となるので方程式(2.2)は

$$\dot{u}_2 = (\varepsilon_2(t) - \mu_{22} u_2) u_2 \quad (A.1)$$

となる。ここで $\varepsilon_2(t+T) = \varepsilon_2(t)$ である。

$y = \frac{1}{u_2}$ と変数変換すれば、 y に対する線形方程式

$$\dot{y} = -\varepsilon_2(t) y + \mu_{22}$$

を得る。この線形方程式の一般解は

$$y(t) = \frac{y(0) + \mu_{22} \int_0^t \exp\left\{\int_0^s \varepsilon_2(\tau) d\tau\right\} ds}{\exp\left\{\int_0^t \varepsilon_2(\tau) d\tau\right\}}$$

で与えられる。ただし $y(0)$ は初期値で $y(0) = \frac{1}{u_2^0}$ である。

したがって、方程式(A.1)の解は

$$u_2(t) = \frac{G_2(t)}{\frac{1}{u_2^*} + \mu_{22} \int_0^t G_2(\tau) d\tau} \quad (\text{A.2})$$

$$\text{ただし, } G_2(t) = \exp \left\{ \int_0^t E_2(\tau) d\tau \right\}$$

となる。上の式より直ちにわかることは、 $E_2(t)$ の周期 T における平均値が 0 または負であるとき、 $t \rightarrow \infty$ とともに $u_2(t)$ が 0 に近づくことである。

$E_2(t)$ の平均値が正のときは、周期解 $\tilde{u}_2(t)$ が存在して、任意の解 $u_2(t)$ はそれに近づく。ここで周期解 $\tilde{u}_2(t)$ は、

$$\tilde{u}_2(t) = \frac{G_2(t)}{\frac{1}{u_2^*} + \mu_{22} \int_0^t G_2(\tau) d\tau} \quad (\text{A.3})$$

$$\text{ただし } u_2^* = \frac{G_2(T) - 1}{\mu_{22} \int_0^T G_2(\tau) d\tau}$$

で与えられる。

B. $\mu_{1j} = \mu$ の場合の厳密解

方程式 (2.2) において、 $\mu_{1j} \equiv \mu$ の場合には、厳密解が得られる。方程式 (2.2) はこの場合、次の方程式になる。

$$\dot{u}_1 = (E_1(t) - \mu u_1 - \mu u_2) u_1 \quad (\text{B.1})$$

$$\dot{u}_2 = (\varepsilon_2(t) - \mu u_1 - \mu u_2) u_2 \quad (\text{B.2})$$

これらの方程式から

$$\frac{\dot{u}_1}{u_1} - \frac{\dot{u}_2}{u_2} = \varepsilon_1(t) - \varepsilon_2(t) \quad (\text{B.3})$$

が成り立つ。方程式 (B.3) は積分できて

$$\frac{u_1(t)}{u_2(t)} = \frac{u_1^0 G_1(t)}{u_2^0 G_2(t)} \quad (\text{B.4})$$

となる。ここで u_1^0, u_2^0 は初期値であり、 $G_1(t), G_2(t)$ は

$$G_i(t) = \exp \left\{ \int_0^t \varepsilon_i(\tau) d\tau \right\} \quad i=1,2$$

で与えられる。式 (B.4) を方程式 (B.2) に代入すれば $u_2(t)$ に関する次の方程式が得られる。

$$\dot{u}_2 = \left\{ \varepsilon_2(t) - \mu \left(\frac{u_1^0 G_1(t)}{u_2^0 G_2(t)} + 1 \right) u_2 \right\} u_2$$

この方程式は付録 A で取り扱った方程式 (A.1) と同じ一般 Logistic 方程式である。ここで変数 $y = \frac{1}{u_2}$ と変換して解くことができる。その解は

$$u_2(t) = \frac{u_2^0 G_2(t)}{1 + \mu \int_0^t \{ u_1^0 G_1(\tau) + u_2^0 G_2(\tau) \} d\tau} \quad (\text{B.5})$$

となり、また、(B.5)を(B.4)に代入して、

$$u_1(t) = \frac{u_2^0 G_2(t)}{1 + \mu \int_0^t \{u_1^0 G_1(\tau) + u_2^0 G_2(\tau)\} d\tau}$$

を得る。

C. 補題 5.1, 5.2 の証明

補題 5.1 を証明 するために、次の補題 C.1 を使うので、まずそれを証明にかう。

補題 C.1

A_m を次のような行列とする。

$$A_m = \begin{pmatrix} D+C_1 & -D & 0 & \cdots & 0 \\ -D & 2D+C_2 & -D & & 0 \\ 0 & -D & 2D+C_3 & -D & \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & & & -D & 2D+C_m & -D \\ 0 & \cdots & 0 & -D & D+C_m \end{pmatrix}$$

ただし、 D, C_i は正とる。おのづかゝる i について、 $b_i \geq 0$ とするベクトル $b =$

$t(b_1, b_2, \dots, b_m)$ に対して連立方程式 $A_m X = b$ の解 $X = t(x_1, x_2, \dots, x_m)$ はただ一つあり、かつ、すべての i について $x_i \geq 0$ である。

補題 C.1 の証明

数学的帰納法により証明する。 $m=1$ のときは明らかに成り立つ。 $m=n$ で成り立つとして、 $m=n+1$ を考える。 $A_{n+1} X = b$ を書き直せば

$$(D+C_1)x_1 - Dx_2 = b_1 \quad (C.1-1)$$

$$-Dx_1 + (2D+C_2)x_2 - Dx_3 = b_2 \quad (C.1-2)$$

$$\vdots$$

$$-Dx_{n-1} + (2D+C_n)x_n - Dx_{n+1} = b_n \quad (C.1-n)$$

$$-Dx_n + (D+C_{n+1})x_{n+1} = b_{n+1} \quad (C.1-(n+1))$$

とする。式 (C.1-(n+1)) と式 (C.1-n) に代入すれば

$$-Dx_{n-1} + (D+C'_n)x_n = b'_n \quad (C.2)$$

を得る。ただし、

$$b'_n = b_n + \frac{b_{n+1}}{D+C_{n+1}}, \quad C'_n = C_n + \frac{DC_{n+1}}{D+C_{n+1}}.$$

式 (C.1-1) ~ (C.1-(n-1)) と式 (C.2) は未知変数 x_1, \dots, x_n についての連立方程式となり、かつ、 $m=n$ のときの数学的帰納法の仮定と満ち、したがって

から、 x_1, \dots, x_n は一意に決定され、かつ $x_i \geq 0$ ($i=1, 2, \dots, n$) が成立する。式 (C.1-(m+1)) において、 x_{n+1} も一意に決定され、かつ $x_{n+1} \geq 0$ となる。故に補題は $m=n+1$ のときも成立する。数学的帰納法において、初めの $m=1$ について、補題は成立する。

補題 5.1 の証明

逐次代入法 (5.4) において、 $i \in S_n^+$ となる v_i^{k+1} 及び $i \in S_n^0 \cup S_n^-$ となる v_i^{k+1} の値は直接に、 $v_i^{k+1} = v_i^k$ 、 $v_i^{k+1} = 0$ と与えられる。しかし、残りの未知変数 v_i^{k+1} 、 v_i^{k+1} に対しては、方程式

$$(-c_i + v_i^{k+1}) v_i^{k+1} + D(v_{i+1}^{k+1} - 2v_i^{k+1} + v_{i-1}^{k+1}) = 0$$

$$i = 1, 2, \dots, N \quad (C.3)$$

$$\text{ただし、} v_0^{k+1} = v_1^{k+1}, \quad v_{N+1}^{k+1} = v_N^{k+1}.$$

を解かなければならない。

方程式 (C.3) は index i が $S_n^0 \cup S_n^-$ に属するか、 S_n^+ に属するかによって、2つのグループに分けられる。index i が $S_n^0 \cup S_n^-$ に属するグループは、未知変数 v_i^{k+1} ($i \in S_n^0 \cup S_n^-$) についての連立線形方程式である。なぜなら、この方程式に現れる他の変数については、 $v_i^{k+1} = 0$ ($i \in S_n^0 \cup S_n^-$)、 $v_i^{k+1} = v_i^k$ ($i \in S_n^+$) と既に与えられているからである。もし、この方程式によって v_i^{k+1} が一意に決定されるなら、index i が S_n^+ に属するもう一つのグループ

Γ の方程式によつて、残りの u_i^{k+1} ($i \in S_n^+$) もすべて決定される。したがつて、補題を証明するためには、前者のグループの方程式によつて、 v_i^{k+1} ($i \in S_n^+ \cup S_n^-$) が一意的に決定され、あわせて、補題の条件が満たれることを示せばよい。

そこで、これらの方程式を解くために、さらに、index i の集合 $S_n^+ \cup S_n^-$ を連続する自然数の集合に分ける。例えば、 $S_n^+ \cup S_n^- = \{1, 4, 5, 6, 9, 10\}$ であるならば、それを3つの集合 $\{1\}$, $\{4, 5, 6\}$, $\{9, 10\}$ に分ける。このような方法で分けた $S_n^+ \cup S_n^-$ の部分集合の1つを $\{j, j+1, \dots, j+m-1\}$ とする。明らかに $u_i^{k+1} = 0$ ($i = j, j+1, \dots, j+m-1$)、 $v_{j-1}^{k+1} = v_{j-1}^k$ 、 $v_{j+m}^{k+1} = v_{j+m}^k$ である。それゆゑ、未知変数 $v_j^{k+1}, \dots, v_{j+m-1}^{k+1}$ に対する方程式は、

$$-D v_{i-1}^{k+1} + (2D + c_i) v_i^{k+1} - D v_{i+1}^{k+1} = 0 \quad (C.4)$$

$$i = j, j+1, \dots, j+m-1$$

となる。補題 C.1 を適用するために $A_m x = b$ の形で表わせば A_m と b はその補題の条件を満たしていることがわかる。したがつて、解 $(v_j^{k+1}, \dots, v_{j+m-1}^{k+1})$ は一意的に決まる。

証明を完成するためには、さらに、 $v_i^{k+1} \geq v_i^k$ ($i = j, j+1, \dots, j+m-1$) を示さなければならぬ。 v_i^k については、方程式

$$(-c_i + u_i^k) v_i^k + D(v_{i+1}^k - 2v_i^k + v_{i-1}^k) = 0 \quad (C.5)$$

$$i = j, j+1, \dots, j+m-1$$

が成立していた。ただし、 $u_i^k \leq 0$ ($i \in \{j, j+1, \dots, j+m-1\} \subset S_n^0 \cup S_n^-$)で
ある。方程式 (C.4) に (C.5) を辺々加えて、 $u_i^{k+1} - u_i^k$ を z_i に置き換え
れば

$$\begin{aligned} -Dz_{i-1} + (2D + c_i)z_i - Dz_{i+1} &= -u_i^k v_i^k \\ i &= j, j+1, \dots, j+m-1 \end{aligned} \quad (C.6)$$

となる。ただし、 $z_{j-1} = z_{j+m} = 0$ かつ $-u_i^k v_i^k \leq 0$ である。方程式 (C.6) もまた、 $A_m z = b$ の形に書き直せば、補題 C.1 の条件を満し、
解 z_i ($i = j, j+1, \dots, j+m-1$) は非負の値となる。すなわち、 $u_i^{k+1} \geq u_i^k$
が成立する。

$S_n^0 \cup S_n^-$ の他の部分集合に対しても同様に置き換えよう。ただ
その部分集合が index 1 または N を含むときには、少しの修正が必要であ
る。以上により、補題 5.1 は証明された。

D. 補題 5.3 の証明

系 (5.1) と式 (5.9) の Lyapunov 関数 $H(u, v)$ に対して、集合 $R \in$
 $\Omega_r = \{(u, v) \mid (u, v) \in \Omega \text{ かつ } H(u, v) < r\}$ の中の $\dot{H}(u, v) = 0$
を満す点の集合とせよ。そうすれば、式 (5.10) より、集合 R の全ての点
にかいて、

$$\frac{v_1}{\bar{v}_1} = \frac{v_2}{\bar{v}_2} = \dots = \frac{v_N}{\bar{v}_N} \quad \text{かつ} \quad (D.1a)$$

$$u_i = 0 \quad i \in S \quad (\text{図 5.2 参照}) \quad (D.1b)$$

が成立する。Rの中の不变集合Mは、M上の点を通る軌道に対して、物軌道上の全部の点 (whole path) を含むので、式(D.1a)より、

$$\frac{d}{dt} (v_i / \bar{v}_{i+1}) = \frac{d}{dt} (\bar{v}_i / \bar{v}_{i+1}) = 0$$

がM上のすべての点で成立している。すなわち、

$$\dot{v}_i \bar{v}_{i+1} - v_i \dot{\bar{v}}_{i+1} = 0 \quad i=1, 2, \dots, N-1 \quad (D.2)$$

となる。方程式(5.1)を式(D.2)に代入して、式(D.1a)を使うと、

$$u_i - u_{i+1} = \gamma_i - \gamma_{i+1} \quad i=1, 2, \dots, N-1 \quad (D.3a)$$

を得る。ここで γ_i は、

$$\gamma_i = c_i - D (\bar{v}_{i+1} - 2\bar{v}_i + \bar{v}_{i-1}) / \bar{v}_i \quad (D.3b)$$

で与えられる。したがって、ここでまた、(D.3a)の時間微分を考えれば、

$$\dot{u}_i - \dot{u}_{i+1} = 0 \quad i=1, 2, \dots, N-1 \quad (D.4)$$

を得る。

さて、証明を集合 S が変集合のときと、そうでない場合に分ける。まず集合 S が変集合でない場合について考える。この場合、少なくとも不変集合 M のある点で $u_j = 0$ とする index j が存在する(式 (D.14) 参照)。この index j に対して、 $\dot{u}_j = 0$ であり、式 (D.4) によって、不変集合 M 上ではある点の i に対して、 $\dot{u}_i = 0$ とする。これはまた、方程式 (5.1) から

$$(a_i - b_i v_i) u_i = 0 \quad i = 1, 2, \dots, N$$

と書ける。

補題 5.2 によって、 $\bar{u}_{j'} > 0$ とする index j' が存在し、 Ω の定義より、 M 上には $u_{j'} = 0$ とする点はない。このことは、上の式より

$$a_{j'} - b_{j'} v_{j'} = 0$$

とすることにより、したがって、

$$v_{j'} = a_{j'} / b_{j'} = v_{j'}^* = \bar{v}_{j'}$$

が M 上のすべての点で成立する(上式の最後の等号は式 (5.6) より)。

それゆえ、式 (D.1a) を使えば、ある index i に対して、

$$v_i = \bar{v}_i \tag{D.5}$$

となり、したがって、 $\dot{v}_i = 0$ が成立する。

再び、方程式 (5.1) より、

$$(-c_i + u_i)v_i + D(v_{i+1} - 2v_i + v_{i-1})) = 0 \quad (D.6)$$

が成立する。式 (D.5), (D.6) より、すべての i について、 $u_i = \bar{u}_i$ であり、 M 上では、 $u_i = \bar{u}_i$, $v_i = \bar{v}_i$ ($i=1, 2, \dots, N$) でなければならぬ。逆に (\bar{u}, \bar{v}) は不変集合であることは明らかである。故に、最大不変集合 M は、平衡点 (\bar{u}, \bar{v}) からのみできている。

次に集合 S が空集合の場合を考えてみよう。この場合、非負の定常分布 (\bar{u}, \bar{v}) は、

$$\bar{u}_i = u_i^* \quad \text{かつ} \quad \bar{v}_i = v_i^* = \frac{a_i}{b_i} \quad i=1, 2, \dots, N \quad (D.7)$$

となる (図 5.2 参照)。方程式 (5.1) を式 (D.4) に代入し、式 (D.1a) と (D.7) を使って整理すると、 M 上のすべての点で、

$$\begin{aligned} \dot{u}_i - \dot{u}_{i+1} &= (a_i - b_i v_i) u_i - (a_{i+1} - b_{i+1} v_{i+1}) u_{i+1} \\ &= (a_i - b_i v_i) (u_i - a_{i+1} u_{i+1} / a_i) = 0 \\ &\quad i=1, 2, \dots, N-1 \end{aligned}$$

となる。ここでもし、ある時間間隔の間 $a_i - b_i v_i = 0$ となる M 上の軌道があったとしたら、それは、前に述べた場合と同様に、平衡点 (\bar{u}, \bar{v}) でなければならぬ。それゆえ、 M 上の平衡点 (\bar{u}, \bar{v}) 以外のすべての点

は、

$$u_i - a_{i+1} u_{i+1} / a_i = 0 \quad i = 1, 2, \dots, N-1 \quad (D.8)$$

を満足しなければならない。

証明はさらに a_i と式 (D.3a) で定義した r_i の値によって、三つの場合に分けて行われる。

(a) ある index j に ついて、 $a_j \neq a_{j+1}$ とする。

(b) 全ての i について、 $a_i = \alpha$ 、かつ、ある j について、 $r_j \neq r_{j+1}$ 。

(c) 全ての i について、 $a_i = \alpha$ 、 $r_i = r$ とする。

(a) の場合、式 (D.3) の $N-1$ 個の式と $a_j \neq a_{j+1}$ なる (D.8) の 1 つの式 $u_j - a_{j+1} u_{j+1} / a_j = 0$ とからなる連立方程式を考えたとき、その解 (u_1, u_2, \dots, u_N) は一意的に決定される。もし、この解が式 (D.8) の残りの式をみたさないなら、それは M が平衡点 (\bar{u}, \bar{v}) のみから成っていることを意味している。しかし、たとえば、式 (D.8) を満たしても、それは M 上で u_i が常に同じ値とすることの意味し、集合 S が空集合でない場合の証明と同様に、 M が平衡点 (\bar{u}, \bar{v}) のみであることを示す。

(b) の場合、式 (D.3) の 1 つは $u_j - u_{j+1} = r_j - r_{j+1} \neq 0$ となるが式 (D.8) では $u_j - u_{j+1} = 0$ となる。したがって、式 (D.3) と (D.8) を同時にみたす解は存在しない。つまり、この場合も M は平衡点 (\bar{u}, \bar{v}) のみからなる。

(C)の場合. 式(D.3)と(D.8)は同値で. もう一度書けば

$$u_1 = u_2 = \dots = u_N \quad (\text{D.9})$$

である. また (D.1a) と (D.7) より

$$b_1 v_1 = b_2 v_2 = \dots = b_N v_N \quad (\text{D.10})$$

と成る. 言い換えれば最大不変集合 M は次で定義される集合 M' に含まれる.

$$M' = \{ (u_1, \dots, u_N, v_1, \dots, v_N) \in \Omega_T \mid u_1 = \dots = u_N, \\ b_1 v_1 = \dots = b_N v_N \}$$

と成る. M' 上の任意の点から出発した系(5.1)の軌道は, L-V方程式

$$\dot{u} = (\alpha - v)u, \quad \dot{v} = (-\gamma + u)v$$

の解 $u(t), v(t)$ を使って.

$$\begin{aligned} u_1(t) &= u_2(t) = \dots = u_N(t) = u(t) \\ b_1 v_1(t) &= b_2 v_2(t) = \dots = b_N v_N(t) = v(t) \end{aligned} \quad (\text{D.11})$$

と表わされる. これは式(D.11)を直接, 方程式(5.1)に代入すれば容易に確かめられる. したがって, M' は不変集合であり, 最大不変集合 M と一致する.